LES ASSOCIATIONS MUTUALISTES ENTRE CHAMPIGNONS ET PHOTOTROPHES: LEUR DIVERSITE ET LEUR RÔLE DANS LA COLONISATION DU MILIEU TERRESTRE

M.-A. SELOSSE[1] et F. LE TACON

INRA Centre de Nancy
Laboratoire de Microbiologie Forestière, Forêt d'Amance
F-54280 Champenoux France

RÉSUMÉ

L'évolution des phototrophes comporte l'émergence répétée d'associations mutualistes avec les champignons:
les Cyanophytes forment de nombreux lichens; les Rhodophytes établissent de rares mycophycobioses (associations macroalgue + champignon); les Chromophytes (Xantophytes, Phéophytes) forment des mycophycobioses et de rares lichens; les Chlorophytes et les Archégoniates, qui en descendent, interagissent de façon récurrente avec des partenaires fongiques, formant lichens, mycophycobioses, mycothalles, mycorhizomes, mycophylles et mycorhizes.

Les groupes de champignons impliqués dans ces associations sont:
- les Glomales, groupe biotrophe d'affinité systématique discutée (Zygomycètes ?), formant notamment les endomycorhizes à vésicules et arbuscules. Ils sont connus comme biotrophes dès le Paléozoïque et pratiquement inchangés depuis lors, probablement en raison de la stabilité de leur niche écologique;
- des champignons supérieurs: Ascomycètes, chez qui le mutualisme pourrait être ancestral (lichens), et Basidiomycètes dans l'évolution desquels le mutualisme émerge plus récemment, probablement à plusieurs reprises après le Crétacé, au sein de groupes de parasites ou de saprophytes.

Ces interactions sont quasi systématiques dans les groupes phototrophes qui ont conquis le milieu terrestre. Elles permettent en effet l'adaptation à ce milieu. D'une part en cumulant au sein de l'association les capacités absorptives du partenaire fongique (mycobionte) et les capacités photosynthétiques du phototrophe (photobionte). D'autre part en favorisant des innovations évolutives, morphologiques, au niveau du partenaire externe (mycobionte des lichens, photobionte pluricellulaire) en relation avec l'optimisation de l'exploitation des ressources, et biochimiques (acides lichéniques, phytoalexines...) en relation avec la protection contre les agents abiotiques (ultra-violets, éléments toxiques,...) ou biotiques du milieu.

Les associations réalisées ont eu un plus ou moins grand succès évolutif en milieu terrestre:
- les microalgues sont probablement sorties des eaux à l'état non-mutualiste et sont devenues secondairement mutualistes en formant des lichens. Les lichens, qui n'ont pas été, sous leur forme actuelle, les premiers colonisateurs du milieu terrestre, ont aujourd'hui un grand rôle pionnier - mais leur potentialités évolutives sont limitées par les faibles potentialités morphogénétiques des faux-tissus du mycobionte;

---

(1) M.-A. Selosse effectue une formation complémentaire par la recherche dans le cadre de l'Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et Forêts.

- les potentialités biochimiques des macroalgues sont certainement limitantes dans le cas des mycophycobioses actuelles, mais des mycophycobioses à Chlorophytes ont pu être à l'origine des Archégoniates;
- le caractère mutualiste semble ancestral parmi les végétaux terrestres pluricellulaires et parenchymateux (Archégoniates) et est connu dès le Dévonien. Le caractère non-mutualiste aurait été acquis secondairement par certains Archégoniates. On distingue: les mycothalles des Hépatophytes et des Anthocérotophytes, groupes dont l'évolution a pu être limitée par les modalités de reproduction et la ploïdie du photobionte; les Bryophytes non mutualistes, dont la stratégie poïkilohydrique, ajoutée à leur ploïdie, limite les potentialités évolutives; les mycothalles, mycorhizomes et mycorhizes des Trachéophytes, qui, avec d'autres types d'associations plus ou moins systémiques acquises plus récemment, permettent à ces végétaux d'adopter une stratégie homéohydrique dans des milieux très divers, quelles qu'en soient les ressources minérales.

SUMMARY

Evolution of phototrophs shows repeated emergence of mutualistic associations with fungi: Cyanophyta are involved in lichens; Rhodophyta form some mycophycobiosis (associations between macroalga and fungus); Chromophyta (Xanthophyta, Phaeophyta) form some mycophycobiosis and are involved in some lichens; Chlorophyta and their terrestrial descendants (Archegoniata) repeatedly interacted with fungi during their evolution, leading to lichens, mycophycobiosis, mycothallus, mycorhizomes, mycophyllas and mycorrhizas.

Fungi mutualists with phototrophs belong to:
- Glomales, a group of biotrophic fungi of uncertain systematic position (Zygomycotina ?), e.g. forming vesicular-arbuscular mycorrhizas. They have been recognized as biotrophs since Palaeozoic time; they have little changed since then probably by reason of the stability of the living medium they occupy.
- higher fungi: Ascomycotina whose mutualism may be ancestral (lichens) and Basidiomycotina whose mutualism may have arisen at multiple times after the Cretaceous, from saprotrophic and parasitic groups.

Those mutualistic associations are widespread in phototrophic groups inhabiting land ecosystems. They contribute to adaptation to terrestrial life by combining absorbing abilities of the fungus (mycobiont) and photosynthesising abilities of the phototrophs (photobiont); and also allowing evolutionary novelties: at the morphological level, the external symbiont (mycobiont in lichens, multicellular photobiont) may evolve to optimise exploitation of the medium, and at the biochemical level (lichen products, phytoalexins, etc.), to protect the association against both abiotic (ultraviolet rays, toxic substances, etc.) and biotic stresses.

Those associations had more or less evolutionary success in land colonisation:
- microalgae were probably non-mutualistic as they colonized emerged areas; they became secondarily mutualistic in lichens. Lichens involving higher fungi, as we know today, were not the first land inhabitants, but are pioneers in current ecosystems. Evolutionary novelties in this group were limited by the low morphogenetical ability of the fungal stroma;
- biochemical ability of macroalgae was probably limiting for current development of mycophycobiosis; however, Archegoniata may have arisen from a mycophycobiosis involving Chlorophyta;
- mutualism in terrestrial, multicellular and parenchymatous plants (Archegoniata) seems to be ancestral and occurred during Devonian. Non-mutualistic way of life in some Archegoniata seems to be secondary. We distinguish: mycothallus of Hepatophyta and Anthocerotophyta, whose evolution was limited by the reproduction and ploidy of the photobiont; non-mutualistic Bryophyta, whose poïkilohydric strategy and ploidy limited the diversification; mycothallus, mycorhizomes, mycorrhizas and other more systemic associations of Tracheophyta enable those plants to adopt a homeohydric strategy and to colonize various places with different mineral resources.

INTRODUCTION

La colonisation des terres émergées par des organismes phototrophes, c'est-à-dire capables de photosynthèse, remonte au Précambrien (Horodyski et Knauth, 1994), mais elle n'implique alors que des unicellulaires, probablement procaryotes. Il faut attendre le Silurien, il y a 400 Ma (Boureau *et al.*, 1978, Pratt *et al.*, 1978, Edwards & Fanning, 1985) pour trouver une flore terrestre au sens actuel, constituée de végétaux pluricellulaires, quoique des traces de végétation vasculaire aient été suggérées dès l'Ordovicien supérieur (vers - 470 Ma; Gray, 1985; Taylor & Taylor, 1993). Des structures caractéristiques, comme des stomates ou des cuticules, sont considérées comme le témoignage d'une vie semi-terrestre dès cette époque (voir l'échelle stratigraphique, tableau 4). Outre les problèmes liés à la reproduction en milieu aérien, que nous ne traiterons pas ici, le passage à la vie terrestre a exigé de nombreuses adaptations de l'appareil végétatif; le milieu terrestre est en effet très hostile pour un organisme aquatique.

Comme le souligne Jeffrey (1962), à propos du problème de la sortie des eaux: "*la sélection est opportuniste et ne peut planifier l'avenir; les pressions de sélection agissent au travers du phénotype du moment en modifiant le futur génotype. Les adaptations nécessaires à la vie en milieu terrestre ont dû avoir une valeur sélective dans l'environnement du moment où vivaient les phénotypes aquatiques originels*". Le problème posé est celui de l'adaptation au milieu terrestre: or, si l'on observe attentivement les phototrophes vivant en milieu terrestre actuellement, on observe que la plupart d'entre eux appartiennent en réalité à une association mutualiste impliquant un partenaire fongique. L'universalité du mutualisme phototrophes-champignons est-elle une simple coïncidence ?

Le rôle évolutif du mutualisme[1], association symbiotique étroite et à bénéfice mutuel entre deux organismes, a longtemps été négligé: il a pourtant été majeur, tant dans l'évolution de la cellule eucaryote (Margulis, 1993) que dans la diversification des organismes pluricellulaires (Le Tacon & Selosse, 1994). Le mutualisme permet d'effectuer un saut macroévolutif: des entités génétiques nouvelles formées par l'addition de deux génomes pré-existants peuvent "court-circuiter" le temps nécessaire à l'un des deux partenaires pour acquérir les potentialités de l'autre par sa propre évolution, et font apparaître quasi-instantanément de nouvelles propriétés inhérentes à l'association. La robustesse physiologique de certaines associations les rend capables de vivre et d'occuper des niches écologiques qu'aucun partenaire, pris séparément, ne tolérerait. A ce titre, bien des associations mutualistes ont un rôle pionnier.

Le mutualisme phototrophes-champignons est caractéristique du milieu terrestre, car il ne se retrouve guère en milieu aquatique, et disparaît assez fréquemment lors du retour au milieu aquatique de végétaux aériens (bien qu'il puisse parfois persister, Khan & Belik, 1995). Nous proposons qu'il ait été la clef de la réussite des phototrophes en milieu terrestre. Cette hypothèse a fréquemment été émise pour les Archégoniates dans la littérature anglo-saxonne (Jeffrey, 1962; Pirozynski & Malloch, 1975; Pirozynski, 1981; Malloch *et al.*, 1980 notamment). Nous nous proposons de montrer

(1) Dans cet article, nous considérons "symbiose" dans son acception anglo-saxonne, qui recouvre le mutualisme (association à bénéfice mutuel) et le parasitisme (bénéfice unilatéral).

que cette hypothèse s'étend largement à tous les phototrophes vivant en milieu terrestre, ou à la frontière entre milieu terrestre et milieu aquatique.

Nous analyserons donc ces associations mutualistes, en mettant en relief leurs adaptations à la vie en milieu terrestre et en étudiant leur ancienneté paléontologique, afin d'établir leur rôle dans la colonisation du milieu terrestre. Commençons par rappeler les problèmes posés par cette colonisation, et les réponses potentielles du mutualisme phototrophes-champignons.

COMMENT SORTIR DES EAUX ?

Difficultés liées à la vie végétative en milieu terrestre

Pendant une longue période, depuis -3500 Ma, la vie évolue uniquement en milieu aquatique et principalement marin. Dans ces conditions, l'alimentation minérale des cellules ne présente pas de difficultés particulières. Tous les éléments minéraux sont à l'état dissous et peuvent pénétrer de manière active ou passive à l'intérieur de la cellule. Les flux sont contrôlés par le plasmalemme, limite entre le milieu extérieur et le cytoplasme, mais il n'y a jamais réellement de barrière à ce niveau. Lorsqu'un élément est absorbé, sa concentration extérieure aux abords du plasmalemme est quasi immédiatement rétablie par simple diffusion à partir du milieu ambiant.

Les phototrophes, lorsqu'ils ont commencé à coloniser les terres émergées, ont dû résoudre plusieurs problèmes:

Le premier est celui de leur alimentation en eau. Dans les milieux terrestres, la disponibilité en eau est faible et présente des variations très importantes, avec des phases de quasi absence. De plus, le milieu terrestre est à l'interface entre un substrat lithique, et un milieu aérien pourvoyeur de photons et de gaz en grande quantité. Si gaz (oxygène et gaz carbonique) et lumière sont plus disponibles qu'en milieu aquatique, l'interface avec un milieu gazeux présente pour les végétaux l'inconvénient d'être déssèchant et nécessite la mise en place d'un système de contrôle.

Le second est celui de leur alimentation minérale. Dans les sols, et plus encore sur les matériaux primitifs non évolués, certains éléments minéraux sont essentiellement présents sous forme de complexes insolubles dans l'eau et par conséquent peu accessibles: c'est le cas du phosphore, présent sous forme de phosphates peu solubles. De plus, il n'existe pas d'azote minéral dans les roches, qu'elles soient ignées, métamorphiques ou sédimentaires. Les procaryotes qui peuplaient les roches émergées avaient probablement initié un cycle de l'azote rudimentaire et peu intense. Aussi, avant l'apparition de sols riches en matière organique et de micro-organismes recycleurs, la source azotée majeure était l'azote atmosphérique N_2. Celui-ci n'est pas accessible aux eucaryotes, chez qui aucun dispositif non mutualiste de fixation de l'azote n'est connu. Localement, sur les rivages, la minéralisation des restes organiques marins (laisses) peut constituer un apport d'azote.

D'autre part la lumière atmosphérique est plus riche en ultraviolets que la lumière filtrée par l'eau. La sortie de l'eau a donc nécessité la mise en place de mécanismes photoprotecteurs efficaces.

Le milieu terrestre est beaucoup moins tamponné thermiquement que le milieu aquatique et se caractérise par des écarts de température rapides et de grande amplitude.

Observons maintenant en quoi l'émergence de l'association phototrophe-champignon permet de répondre à ces contraintes. Les avantages adaptatifs de telles associations tiennent bien sûr à l'addition des capacités des deux partenaires, mais aussi à la mise en place de capacités propres à l'association. C'est dans ces trois types de potentialités que réside l'adaptation au milieu terrestre de l'association.

Le partenaire phototrophe (photobionte)

Le phototrophe (Cyanophyte ou Algue eucaryote, tableau 1) optimise déjà, en milieu aquatique, les échanges gazeux et la collecte de photons, qui exigent une **maximisation de la surface d'échange**. Il peut donc exploiter les ressources atmosphériques du milieu terrestre. Des phototrophes procaryotiques, peu différenciés, ont d'ailleurs colonisé le milieu terrestre dès le Précambrien (Horodyski & Knauth, 1994), occupant les interstices du milieu lithique - comme certaines cyanobactéries ou certaines algues unicellulaires eucaryotes actuellement.

Mais cette première tentative de sortie des eaux n'a pas débouché sur l'émergence de plans d'organisation nouveaux et n'a donc pas eu de suite évolutive. Ce sont des organismes pluricellulaires, plus ou moins différenciés, qui dominent actuellement la flore terrestre. Ceux-ci sont en réalité mutualistes (le phototrophe est alors appelé photobionte, ou "phycobionte" par les lichénologues), et organisés soit par les faux tissus du champignon (cas des lichens), soit par les parenchymes du photobionte s'il est pluricellulaire (cas des Archégoniates). L'existence de parenchymes offre en effet des potentialités morphogénétiques qui rendent possible une complexification morphologique, et notamment, la création d'organes plus particulièrement dévolus aux échanges avec le sol ou avec l'atmosphère. Certains auteurs ont proposé que les ancêtres des Archégoniates aient été des algues unicellulaires terrestres, mieux adaptées à la vie en conditions hostiles (Stebbins & Hill, 1980). Ces auteurs postulent que l'acquisition ultérieure de l'état pluricellulaire ait pu être, précisement, une adaptation au milieu terrestre. L'association avec un partenaire fongique aurait pu jouer un rôle lors de la transition vers l'état pluricellulaire, dans un second temps donc. Tout laisse néanmoins supposer que les ancêtres des Archégoniates étaient déjà pluricellulaires, auquel cas l'association pourrait avoir été contemporaine de la sortie des eaux.

Le partenaire fongique (mycobionte)

Les partenaires sont de deux types: les uns se rattachent aux champignons supérieurs et possèdent des hyphes septés (Ascomycètes ou Basidiomycètes et leurs formes imparfaites); les autres ont des hyphes non septés: ce sont les Glomales, dont près de 200 espèces ont été décrites (Trappe, 1982). Les Glomales semblent rattachés aux Zygomycètes: présence de zygospores chez les *Endogonaceae*, présence de chitine dans la paroi (Weijman & Meuzelaar, 1979). Toutefois, ce rattachement est discuté par certains auteurs (voir l'analyse de Pirozynski et Malloch 1975 et Pirozynski et Dalpé 1989) qui rapportent au moins certaines espèces d'endomycorhiziens aux Oomycètes, d'affinités évolutives différentes des champignons vrais (Cavalier-Smith, 1987). La

TABLEAU 1: Organismes phototrophes établissant des relations mutualistes avec des champignons dans la flore actuelle (= mycobiontes).

NOMENCLATURE RETENUE	SYNONYME	MYCOBIONTES(0)
PROCARYOTES		
Cyanophytes(1)	Cyanobactéries, ou Cyanophycées	S, (NS)
EUCARYOTES		
Rhodophytes(1)	Algues rouges	S
Chromophytes(1)		
Phéophytes	Algues brunes	S
Xanthophytes	Algues vert-jaune	S
Chlorophytes(1)	Algues vertes	S
Archégoniates	Embryophytes	
Hepatophytes(2)	Hépatiques	S, NS
Anthocérotophytes(2)	Anthocérotes	NS
Psilophytes(3)(4)	Psilotes	S, NS
Lycophytes(3)(4)	Lycopodes et Sélaginelles	S, NS
Sphénophytes(3)(4)	Prêles	S, NS
Filicophytes(3)(4)	Fougères	S, NS
Préspermaphytes(4)	Plantes à pré-graines	NS
Spermaphytes(4)	Plantes à graines	
Chlamydospermes	Pl. à sac ovulé	S, NS
Gymnospermes	Conifères	S, NS
Angiospermes	Plantes à fleurs	S, NS

(0) Partenaires fongiques décrits à ce jour: NS, partenaires à hyphes non septés; S, partenaires à hyphes septés (Ascomycètes ou Basidiomycètes).

(1) Algues au sens large.

(2) appartiennent aux Bryophytes, sens large (= *Atrachaeta* de certains auteurs - dans le texte, Bryophyte, utilisé au sens strict, désigne les mousses).

(3) Ptéridophytes.

(4) Trachéophytes (végétaux vasculaires).

discussion du monophylétisme et de l'appartenance systématique des Glomales sort du cadre de cette revue. D'ailleurs, tant par leur morphologie que par leur place dans les écosystèmes, les Oomycètes se rapprochent assez des champignons vrais pour qu'en première approximation, nous ne les distinguions pas dans notre propos. Des Oomycètes du genre *Pythium* ont d'ailleurs été indentifiés comme mycobiontes (Hepden, 1960; Carré & Harrisson, 1961). L'analyse des fossiles ne permettra pas de trancher sur la systématique des structures fongiques observées. C'est pourquoi nous avons choisi de parler évasivement de "champignons non septés" (Zygomycètes et Oomycètes), par opposition aux champignons septés (Ascomycètes, Basidiomycètes et leurs formes imparfaites).

Les champignons présentent une adaptation à la vie en milieu terrestre qui est complémentaire de celle des phototrophes. Ils sont absorbotrophes et réalisent donc une

maximisation du volume exploré, bien adaptée à l'exploitation des ressources édaphiques:

- Ils peuvent développer des surfaces de contact très importantes par simple prolifération des hyphes. La forme filamenteuse, plus que la forme parenchymateuse, est adaptée à l'exploration de grands volumes de substrats. Harley (1989) l'illustre par un simple calcul: en supposant qu'un hyphe a un rayon 100 fois plus petit qu'une radicelle, son rapport surface / volume est 100 fois plus grand. En d'autre termes, il faut 100 fois moins de matériel biologique pour créer la même surface d'absorption.

- Les champignons augmentent leurs capacités d'exploration du milieu par la production d'exoenzymes.

- Les hyphes ont d'autre part la capacité d'excréter dans le milieu extérieur des quantités importantes de protons qui désorganisent les réseaux cristallins (Lapeyrie *et al.*, 1991). Les éléments minéraux sont ainsi libérés des réseaux cristallins et passent de la forme insoluble à la forme soluble. De plus, la plupart des champignons excrète dans le milieu extérieur de grandes quantités d'acides organiques, et en particulier de l'acide oxalique (Lapeyrie, 1988, 1990). L'acide oxalique est un puissant chélatant qui piège les cations comme le calcium, libérant ainsi le phosphate.

- Enfin, les champignons possèdent aussi des formes de résistance à la sécheresse comme les spores ou les sclérotes. Actuellement, ils sont capables de vivre dans des conditions extrêmes d'aridité (Staley *et al.*, 1982), mais au prix d'une croissance très lente.

Il faut évoquer ici la thèse soutenue par certains auteurs, selon laquelle les champignons étaient primitivement pourvus de plastes et autotrophes (Church, 1921 a, b; Cain, 1972). Ils seraient sortis de l'eau à l'état autotrophe et auraient ensuite perdu leurs plastes. Cette théorie évoque celle d'une communauté d'origine entre les Ascomycètes et les Rhodophytes, qui s'appuie sur des ressemblances dans les cycles de développement et des particularités cytologiques (Denisson & Carroll, 1966; Kohlmeyer, 1975; Chadefaud, 1972; Demoulin, 1974, 1985; Eriksson, 1981). Bien que l'individualisation des groupes de champignons au sein des Eucaryotes se produise après l'apparition des plastes (Knoll, 1992), il semble plus probable d'envisager un ancêtre commun hétérotrophe entre les champignons et les Choanoflagellés (Cavalier-Smith, 1987; Wainright *et al.*, 1993). Il faut peut-être faire une exception pour les Oomycètes (Cavalier-Smith, 1987), qui pourraient dériver de Chromophytes.

Aucun document fossile ne corrobore les spéculations sur l'autotrophie des premiers champignons, plus probablement biotrophes ou saprotrophes (Stubbelfield & Taylor, 1988; Pirozynski & Dalpé, 1989; Taylor, 1990, 1993; Remy *et al.*, 1994). Notons d'ailleurs que l'hétérotrophie des champignons en fait d'excellents recycleurs pour les premiers écosystèmes terrestres (bien que des bactéries puissent aussi avoir assuré ce rôle) et les pousse naturellement à établir des relations (même parasitaires) avec les producteurs primaires que sont les phototrophes. Selon Harley (1989), un quart des champignons septés connus est mutualiste.

L'association mutualiste

Dans l'association, le mycobionte assure la nutrition minérale et hydrique tandis que le photobionte assure l'apport d'énergie lié à la photosynthèse (fixation de carbone,

voire d'azote). L'augmentation de la capacité ("fitness") des partenaires ne résulte pas seulement d'échanges trophiques: l'interposition du mycobionte entre le sol et le photobionte permettra par exemple de limiter les effets de toxicité du substrat (comme dans le cas des mycorhizes - Lapeyrie, 1988, Bradley *et al.*, 1981) et la présence du mycobionte au sein du photobionte pourra en réduire le broutage par les herbivores (Caroll, 1988) ou favoriser les transferts. Enfin, les partenaires exercent l'un sur l'autre des actions modificatrices, notamment au niveau morphologique. Nous évoquerons ultérieurement ce point à propos de différents exemples.

D'autres possibilités émergent aussi, propres à l'association: un exemple actuel est la synthèse d'acides lichéniques par les lichens (Hawksworth, 1988a; Ahmadjian, 1992), produits par le métabolisme fongique exclusivement en présence de l'algue (pour les rôles de ces substances dans l'augmentation de la capacité ("fitness") de l'association, voir l'analyse de Lawrey, 1986). De même, les phytoalexines, antifongiques des Trachéophytes dont la production est notamment élicitée par la présence du mycobionte (Volpin *et al.*, 1994), pourraient avoir eu un rôle dans la photoprotection au cours des étapes précoces de la sortie des eaux. Il est frappant de constater que les phytoalexines induites de nos jours chez les végétaux supérieurs par les champignons et les ultraviolets courts sont souvent identiques (Ensminger, 1993). Tant par leur structure aromatique que par leurs fonctions, acides lichéniques et phytoalexines sont des composés semblables, produits du mutualisme. Plus généralement, les réactions des plantes actuelles aux stress paraissent assez peu variables en fonction du type de stress, biotique ou physique. La présence d'un mycobionte peut donc induire un état de stress permanent et non-spécifique. Cet état a pu favoriser un changement de niche écologique (par exemple, la sortie des eaux), les partenaires étant ainsi "prémunis" contre toutes les aggressions du nouveau milieu.

Nous allons examiner les diverses stratégies qui ont été utilisées par différents groupes de phototrophes pour coloniser le milieu terrestre. Pour chacun d'entre eux, (1) nous montrerons que l'**association avec des mycobiontes est fréquente, voire générale**, et (2) nous en étudierons l'**ancienneté paléontologique** (tableau 4). En premier lieu, nous nous intéresserons aux algues actuelles, en distinguant les microalgues (algues unicellulaire ou filamenteuses, mais toutes microscopiques) et les macroalgues (algues macroscopiques, souvent pseudo-parenchymateuses).

LA COLONISATION DU MILIEU TERRESTRE PAR LES MICROALGUES: LES LICHENS

Microalgues et lichens ont un rôle pionnier dans les processus de colonisation actuels

Les algues microscopiques ou microalgues, eucaryotes (Chlorophytes) ou procaryotes (Cyanophytes)[1], peuvent s'adapter avec succès à la vie en milieu terrestre,

(1) Par commodité, nous considérerons les Cyanophytes comme des microalgues: cette acception, discutable, se justifie par le rôle similaire des Algues eucaryotes et des Cyanophytes au sein des associations avec les champignons.

même sur substrat lithique (Stebbins et Hill, 1980). Pourtant, ce ne sont pas ces formes qui dominent aujourd'hui sur les substrats vierges, mais les lichens, associations mutualistes d'une microalgue et d'un mycobionte. Le plus souvent, les algues impliquées existent aussi à l'état aposymbiotique (toutes les Cyanophytes concernées, la plupart des Chlorophytes: Hawksworth, 1988a, Tschermak-Woess, 1988). Au sein des lichens, les algues voient leur morphologie ou leur taille varier. Les formes filamenteuses deviennent souvent unicellulaires, et c'est le stroma fongique qui détermine la morphologie de l'association, sauf, peut-être, dans le cas de thalles homéomères. Des contacts se mettent ainsi en place (Honegger, 1993 - voir tableau 2).

TABLEAU 2: Comparaison des associations mutualistes réalisées avec un partenaire fongique par les microalgues (lichens), les macroalgues (mycophycobioses) et les Archégoniates ("mycorhizes": mycothalles, mycorhizomes et mycorhizes au sens strict).

	LICHENS	MYCOPHYCOBIOSES	MYCORHIZES
PHOTOBIONTES	unicellulaires ou filamenteux stériles Cyanophytes Chlorophytes (Chromophytes)	pluricellulaires et pseudoparenchymateux fertiles (Rhodophytes) Chlorophytes Chromophytes	pluricellulaires et parenchymateux fertiles Archégoniates (tous sauf les Bryophytes)
MYCOBIONTES	Ascomycètes (Basidiomycètes) ((Zygomycètes)) inter- et parfois intra-cellulaires (suçoirs)	Ascomycètes intercellulaires stricts	Ascomycètes Basidiomycètes Glomales (et Oomycètes ?) inter- et/ou intra-cellulaires
HABITANT EXTERNE	fongique	algal	aérien: photobionte souterrain: variable
MILIEUX COLONISÉS	terrestres ou subaquatiques	zone intertidale	strictement terrestres
MÉTABOLISME	échange de polyols échange réciproque de vitamines acides lichéniques	échange d'oses (?) échange réciproque de vitamines	échange d'oses échange réciproque de vitamines, hormones phytoalexines
REPRODUCTION	asexuée et conjointe (reproduction sexuée du champignon)	sexuée et disjointe	sexuée et disjointe (sexualité régressée chez les Glomales)

Actuellement les lichens comptent parmi les principaux colonisateurs des zones inter- et supra-tidale, c'est-à-dire de l'interface entre le milieu terrestre et le milieu marin, et les premiers colonisateurs des matériaux éruptifs nouvellement produits. En raison de leur état mutualiste, les lichens sont particulièrement bien adaptés à ces milieux relativement hostiles (Topham, 1977). Cette association est la seule qui puisse survivre là où les autres végétaux terrestres atteignent leurs limites physiologiques. On retouve ainsi les lichens dans la toundra où températures extrêmes et fortes amplitudes

thermiques sont particulièrement limitantes. De ce point de vue, les communautés cryptendolithiques sont intéressantes. Elles vivent entre les cristaux de roches nues et translucides, dans les déserts froids de l'Antarctique (Friedmann, 1982) et sont constituées d'algues et de champignons plus ou moins étroitement associés en lichens. Selon Friedmann, ces communautés ne sont pas primitives mais "hautement adaptées": elles prouvent néanmoins que des associations champignons-algues peuvent réussir dans un milieu purement minéral et des conditions trophiques et physiques défavorables, alors que chacun des partenaires, pris isolément ne peut y parvenir.

Les lichens furent-ils, sous leur forme actuelle, les premiers colonisateurs du milieu terrestre ?

Les rochers nus représentent certainement un milieu proche de ceux qui ont été primitivement colonisés. Doit-on pour autant considérer, avec certains auteurs, pour qui les formes lichénisées sont ancestrales (Eriksson, 1981; Retallack, 1981; Hawkworth, 1990 par exemple), que les lichens ont compté parmi les premiers colonisateurs du milieu terrestre ? Intéressons-nous à la nature et à l'ancienneté de chacun des constituants. Le mycobionte est le plus souvent un Ascomycète. Environ 2% des lichens impliquent des Basidiomycètes, Agaricales ou Aphyllophorales, mais ceux-ci n'ont pas de rôle colonisateur. Dans 10% des lichens, le photobionte est une Cyanophyte; dans 85% des cas, c'est une Chlorophyte et dans 5% des cas, les deux types de photobiontes sont simultanément présents au sein du lichen (Gärtner, 1992). Ce dernier cas, appelé cyanotrophie, peut être facultatif ou obligatoire pour le mycobionte (Poelt & Mayrhofer, 1988). On connaît aussi des *Verrucaria* lichénisant une Xanthophyte (*Heterococcus*) ou une Phéophyte (*Pteroderma*) (Ahmadjian, 1967; Tschermak-Woess, 1988; Gärtner, 1992).

La diversité des groupes phototrophes incriminés suggère le polyphylétisme des lichens. Quant au mycobionte, l'acquisition de l'état mutualiste semble avoir eu lieu à plusieurs reprises - au moins par deux fois au sein des Ascomycètes et par trois fois au sein des Basidiomycètes, si l'on en croit la phylogénie moléculaire basée sur l'ADN ribosomal (Gargas *et al.*, 1995). Les lichens sont donc polyphylétiques (Lewis, 1987; Kendrick, 1991). Mais à quelle époque remontent les premiers lichens à Chlorophytes ou à Cyanophytes ?

Les groupes d'autotrophes formant des lichens, Chlorophytes et Cyanophytes, existent dès le Cambrien (Knoll, 1992; Conway Morris & Robinson, 1988). Le groupe des Ascomycètes est attesté au Carbonifère (Pirozynski, 1976; Stubbelfield & Taylor, 1988), ce qui est cohérent avec les données des horloges moléculaires. Berbee et Taylor (1993) envisagent l'existence d'un ancêtre commun aux Septomycètes il y a 400 Ma, au Silurien tardif. Les filaments septés d'affinité incertaine décrits dès le Silurien (Pratt *et al.*, 1978) pourraient être attribués à des fossiles d'ancêtres des Septomycètes, mais sans grande certitude. Les témoignages paléontologiques d'ascomycètes du Silurien (Sherwood-Pike *et al.*, 1985) et du Dévonien (Krassilov, 1981) nous paraissent trop isolés pour suggérer une origine antécarbonifère des Ascomycètes, donc des Ascolichens. C'est aussi l'avis de Berbee et Taylor (1992). Aucun fossile de lichen n'est en fait connu avant le Cénozoïque, hormis l'unique fossile précambrien attribué à un lichen, *Thuchomyces* (Hallbauer *et al.*, 1977), qui a été mis en doute (voir l'analyse de Taylor

et Taylor, 1993). Hawkworth (1988b) propose une apparition permo-triasique des lichens (190-280 Ma). Lewis (1987) et Sipman (1983) avancent des arguments indirects en ce sens. Il n'est donc pas exclu que des lichens aient colonisé le milieu terrestre dès la fin du Paléozoïque.

Cet évènement a peut-être eu un grand rôle dans l'émergence et la sortie des eaux des Ascomycètes, au sein desquels certaines formes lichénisés appartiennent aux groupes les plus archaïques (Hawksworth, 1988b). Eriksson (1981) considère par exemple que l'origine des Ascomycètes serait à rechercher parmi des algues devenues hétérotrophes et au sein de thalle gélatineux de Cyanophytes, en une association rappelant les actuelles *Collemataceae*. Nous serions tenté de reprendre cette image (hormis l'origine algale, sur laquelle nous avons déjà émis des réserves): la fréquence des lichens à Cyanophytes en zone intertidale (Lichinaceae, par exemple) pourrait dériver de ces associations primitives. Bien que non pourvues d'horloge moléculaire, les données de Gargas *et al.* (1995) suggèrent une apparition tardive de l'état lichénisé dans la radiation des Septomycètes. Une origine lichénisée des Ascomycètes semble de toute façon postérieure à la colonisation du milieu terrestre, et les lichens ne furent pas, sous leur forme actuelle, les premiers colonisateurs.

D'hypothétiques lichens primitifs furent-ils parmi les premiers colonisateurs ?

On ne peut évidemment réfuter complètement l'hypothèse que des formes lichénoïdes primitives, dont le mycobionte aurait été non septé (voire un champignon septé ancestral), aient réalisé une première colonisation dont aucun fossile indubitable ne nous serait connu. L'autotrophie pour l'azote des lichens à Cyanophytes aurait été un atout dans le milieu terrestre primitif.

Les champignons non septés sont en effet décrits dès avant le Paléozoïque. Quelle considération accorder à ces fossiles ? Les fossiles des formations marines du Gunflint (Canada, il y a environ -2000 Ma) présentent des associations d'algues et de filaments, rapportés par certains auteurs à des champignons non septés (Tyler & Barghoorn, 1954; Barghoorn & Tyler, 1965). Des confusions avec des procaryotes filamenteux ne sont pas exclues; de plus, la radiation des Eucaryotes semble un peu plus tardive (-1000 Ma, Knoll, 1992) que ces fossiles. L'horloge moléculaire de Berbee et Taylor (1993) contredit d'ailleurs l'existence de champignons précambriens. Les champignons non septés décrits en milieu marin au Précambrien tardif (Schopf & Barghoorn, 1969; Schopf, 1970; Schopf *et al.*, 1973; Tiffney & Barghoorn, 1974) et au Cambrien inférieur (dans des formations récifales: Kobluk & James, 1979), sont plus plausibles mais restent entachés des mêmes doutes (Schopf *et al.*, 1973), et ne paraissent pas mutualistes. Les champignons non septés semblent pourtant exister avant le Silurien (-395 Ma - Stubbelfield & Taylor, 1988; Pirozynski & Dalpé, 1989; Taylor, 1990, 1993b), et donc avant la sortie des eaux. Ils seraient terrestres dès le Silurien (Pratt *et al.*, 1978), mais rien ne prouve leur état mutualiste à cette époque.

Les dépôts terrestres précambriens, où existent déjà des autotrophes probablement procaryotes (Rettallack, 1981; Horodyski & Knauth, 1994), ne présentent pas d'associations évoquant ces lichens primitifs. C'est donc que les microalgues seraient sorties à l'état aposymbiotique des eaux, et que l'état lichénisé est secondaire pour elles - même s'il est ancestral pour les Ascomycètes. Il ne faut pas pour autant négliger l'im-

portance de la lichénisation dans l'extension de la colonisation du milieu terrestre par les microalgues. Si l'on ne peut rigoureusement exclure que des lichens primitifs aient existé avant le Silurien, c'est que leur fossilisation, surtout s'ils furent terrestres, a pu être difficile.

Il existe néanmoins une association actuelle, habituée des terrains pauvres colonisés par des Bryophytes, qui peut évoquer ces lichens primitifs car le mycobionte n'est pas septé. Le Zygomycète *Geosiphon pyriforme* s'associe avec des Cyanophytes du genre *Nostoc* (Mollenhauer, 1992; Mollenhauer & Kluge, 1994). Les algues vivent dans des vésicules formées par le champignon, à l'intérieur du cytoplasme; c'est donc une endosymbiose. L'association fixe le carbone (Kluge *et al.*, 1991) et l'azote (Kluge *et al.*, 1992). Il semble que le mycobionte appartienne au genre *Glomus*, d'après des études de microscopie électronique (Schüssler *et al.*, 1994) et des arguments moléculaires (M. Kluge, communication personnelle). Des tentatives d'infection mycorhiziennes avec *Geosiphon pyriforme* sont en cours (M. Kluge, communication personnelle) afin de vérifier cette observation, qui étendrait encore le spectre d'hôte des Glomales.

Eventuellement, le mycobionte primitif non septé des lichens primitifs aurait été progressivement remplacé par des Ascomycètes au cours de l'évolution, donnant naissance aux lichens actuels. Un processus semblable paraît être intervenu chez les Spermaphytes, dans l'émergence des ectomycorhizes au sein de groupes à endomycorhizes vésiculo-arbusculaires (VA, voir plus bas). Mais l'existence de tels lichens reste spéculative.

Les lichens, réussite écologique et impasse évolutive

Si les lichens ont l'autonomie nécessaire à coloniser le milieu terrestre, ils ne sont que le premier pas vers la mise en place de véritables écosystèmes terrestres. Ils sont impliqués dans un début de pédogénèse, mais ne persistent que dans des conditions physico-chimiques (température, salinité, sécheresse, vent, pentes fortes...) où la pédogénèse est limitée. Sinon, la succession végétale se poursuit et ils sont remplacés par d'autres végétaux. S'ils ont été les premiers colonisateurs, ce qui n'est pas certain, ils n'ont représentés qu'un aspect ou qu'une phase de la sortie des eaux. D'ailleurs, des communautés microbiennes terrestres, dont on ne connait pas la nature, ont probablement favorisé la sortie des eaux des Archégoniates (Rettallack, 1981; Wright, 1985).

L'adaptation des lichens à leurs conditions de vie est optimale, mais leur évolution morphologique reste limitée. Certes, les Ascomycètes lichénisants ont de grandes capacités morphogénétiques par rapport aux non-lichénisants (Honegger, 1991, 1993), ce qui illustre bien les effets modificateurs avantageux du mutualisme. Mais les thalles obtenus demeurent peu spécialisés, peu régionalisés et de relativement petite taille. Le phycobionte ne développe pas de parenchymes, et l'association ne dépasse pas les plans d'organisation thallophytiques. Ceci condamne les lichens à une stratégie uniquement poïkilohydrique, inefficace sur substrat évolué. Les Archégoniates ont en revanche un potentiel évolutif plus grand, du point de vue de la morphologie et de la spécialisation: les parenchymes ont plus de potentialités que les faux-tissus fongiques et permettent d'envisager l'homéohydrie.

Les lichens, sous leur forme actuelle, résultent d'une sortie des eaux tardive et indépendante de celle des Archégoniates, bien adaptée à des milieux dépourvus de sols.

Avant d'aborder les Archégoniates, nous allons insister sur l'existence actuelle d'association entre algues pluricellulaires (encore appelées macroalgues) et champignons.

LA COLONISATION DU MILIEU TERRESTRE PAR LES MACROALGUES: LES MYCOPHYCOBIOSES

Les mycobiontes des macroalgues

A côté des microalgues existent aussi des algues pluricellulaires (appartenant aux Rhodophytes, aux Phéophytes et aux Chlorophytes). Ces macroalgues sont aquatiques, mais certaines peuvent tolérer plus ou moins temporairement la vie émergée. Dans la zone intertidale se rencontrent actuellement des macroalgues résistant bien à l'émersion et aux conditions thermiques, hygrométriques et photoniques propres au milieu terrestre. De façon intéressante, certaines d'entre elles possèdent un mycobionte. La mycologie marine est une science en plein essor (Kohlmeyer & Kohlmeyer, 1979; Kohlmeyer & Volkmann-Kohlmeyer, 1991) et quelques ascomycètes sont considérés comme mutualistes de macroalgues.

L'association intertidale ayant donné lieu aux plus nombreuses études physiologiques est l'association d'*Ascophyllum nodosum* (Phéophyte) et de l'ascomycète *Mycosphaerella ascophylli* (Kingham & Evans, 1986). Le mycobionte ne pénètre jamais les cellules (Kohlmeyer & Kohlmeyer, 1972), peut être cultivé *in vitro* et utilise les polysaccharides et la biotine de l'algue (Fries, 1979, 1980). Celle-ci peut, quant à elle, être cultivée axéniquement *in vitro*: sa croissance n'est pas accrue par des extraits de milieu de culture du champignon (Fries, 1988). Pourtant, après la première année de croissance, tous les thalles d'*A. nodosum* observés dans la nature sont colonisés (Webber, 1967), et leur morphologie ne diffère pas de celle obtenue en conditions axéniques. De plus, les ascocarpes du champignon sont formés le plus souvent dans les réceptacles de l'hôte (voir cependant Garbary et Gautam, 1989), ce qui implique une synchronisation des cycles de développement.

Remarquablement, le même endophyte se trouve dans une autre Phéophyte, *Pelvetia canaliculata*, qui est la Phéophyte la plus élevée de la zone intertidale. D'autres macroalgues de la zone intertidale sont également associées à des ascomycètes: Phéophytes (Kohlmeyer & Kohlmeyer, 1979; Kohlmeyer & Demoulin, 1981), Chlorophytes (*Prasiola*, *Blidingia*, *Cladophora*.... - Brodo, 1976; Kohlmeyer & Kohlmeyer, 1979; Schatz, 1980) ainsi qu'une Rhodophyte (*Apophlaeae sp.* et *Mycosphaerella apophlaeae*, Hawkes, 1983; Kohlmeyer & Hawkes, 1983); de telles associations existeraient aussi en eau douce (*Lemanea* sp., Rhodophyte, avec *Phaespora lemaneae*, Hawksworth, 1987). Peu étudiées, ces associations sont apparues de façon polyphylétique puisqu'elles se rencontrent dans différents groupes d'algues. Elles font intervenir des champignons septés appartenant à des genres connus par ailleurs sur la terre ferme - donc, secondairement aquatiques. On notera également (Kohlmeyer & Volkmann-Kohlmeyer, 1991) que certains champignons marins ou intertidaux sont associés à des cyanophytes seules (genre *Lichina*, par exemple) ou à des cyanophytes et des macroalgues simultanément (*Leiophloea pelvetiae*, lichen à cyanophyte, sur *Pelvetia canaliculata*, *Pharcidia rhachiana* sur *Laminaria digitata* - Kohlmeyer & Kohlmeyer, 1979).

Mycophycobioses, morphogénèse et vie terrestre

A l'inverse des lichens vrais (morphologie du mycobionte, photobionte unicellulaire privé de multiplication sexuée), ces associations ont la morphologie du photobionte, macroalgue pluricellaire qui reste fertile. L'association paraît moins intégrée que les lichens. Il n'y a pas de reproduction asexuée conjointe ni d'équivalent connu des acides lichéniques. Cette situation, plus proche de celle des végétaux terrestres mycorhizés, conduit Kohlmeyer & Kohlmeyer (1972) à proposer le terme de mycophycobioses pour désigner cette association (tableau 2). Sa régularité, et le fait que le champignon n'entraîne aucune altération morphologique de l'algue, font postuler un mutualisme rudimentaire (Kohlmeyer & Kohlmeyer, 1979; Hawksworth, 1988b), voire un parasitisme "sans symptômes" (Lewis, 1973).

Certaines mycophycobioses montrent toutefois des altérations morphologiques de l'algue: ceci ne doit toutefois pas être considéré comme la preuve de leur nature parasitaire. Le critère de l'absence de modification morphologique ne caractérise pas le parasitisme, bien au contraire ! L'innovation morphologique est l'une des potentialités que l'association peut conférer aux partenaires (Pirozynski & Hawksworth, 1988); elle s'ajoute aux potentialités évolutives qu'offrent les pseudo-parenchymes de la macroalgue. *Turgidosculum complicatum* (=*Mastodia tessellata*), endophyte de *Prasiola borealis* et *P. tesselata* (Kohlmeyer & Kohlmeyer, 1979), induit une modification morphologique importante de cette algue (Brodo, 1976). Le thalle, habituellement monostromatique, est divisé en lobules qui se développent chacun monostromatiquement dans un plan propre; l'algue paraît alors épaisse et pseudo-parenchymateuse. L'anatomie de l'association évoque assez celle d'un lichen, mais les lichénologues ne la considèrent pas pour autant comme lichénique (Ahmadjian, 1967).

L'apport du champignon à l'algue n'est pas évident, d'autant plus que l'association ne paraît pas nécessaire *in vitro* (Fries, 1988). Le mycobionte pourrait être associé à une diminution du broutage par les herbivores (Cubit cité par Caroll, 1988), ou avoir un rôle de transfert au sein du thalle algal (Kohlmeyer & Kohlmeyer, 1979). Il est frappant de noter que la plupart des mycophycobioses sont situées dans la zone intertidale, voire très haut dans celle-ci (cas de *Pelvetia canaliculata*). Le mycobionte pourrait donc intervenir dans la tolérance à l'émersion (Kohlmeyer & Kohlmeyer, 1979; Pirozynski & Hawksworth, 1988; Kendrick, 1991). Des changements dans le métabolisme des polyols (attesté chez *P. canaliculata* en présence de *M. ascophylli* par exemple - Kingham & Evans, 1986) pourraient favoriser la résistance aux stress osmotiques induits par la dessiccation ou le gel lors de l'émersion.

Les mycophycobioses primitives: hypothèses sur la nature des partenaires.

On a pu envisager qu'une telle association, permettant à un phototrophe aquatique pseudo-parenchymateux de tolérer l'émersion ait été à l'origine de la colonisation du milieu terrestre par les Archégoniates (Jeffrey, 1962). Si les Archégoniates dérivent d'une mycophycobiose, peut-on en préciser les partenaires ?

Les études, morphologiques, biochimiques et moléculaires (Frederick *et al.*, 1973; Mishler & Churchill, 1985; Raven, 1987; Taylor, 1988; Manhart & Palmer, 1990) suggèrent un ancêtre des Archégoniates parmi les Chlorophytes, proche des Charophycées, notamment des Charales. Ces algues possèdent des oogones protégés,

qui peuvent être à l'origine de l'archégone des Archégoniates. Par ailleurs, elles possèdent l'équipement enzymatique permettant la désamination des acides aminés aromatiques (phénylalanine ammonia-lyase). La double liaison formée lors de cette élimination permet d'absorber plus efficacement les ultraviolets néfastes (voie des phytoalexines, notamment).

On peut donc, en simplifiant, assimiler l'origine des végétaux terrestres à la sortie des eaux d'une (monophylétisme) ou plusieurs (paraphylétisme) Charophycée(s). Selon Graham *et al.* (1991), la sortie des eaux des Archégoniates serait plutôt monophylétique; ceci n'exclue bien sûr pas que de nombreuses tentatives, indépendantes phylogénétiquement mais sans descendance, aient pu avoir lieu à l'origine. Les Chlorophytes pluricellulaires (Conway Morris & Robinson, 1988; Knoll, 1992; Taylor & Taylor, 1993) sont différenciées dès le début du Paléozoïque, c'est-à-dire suffisamment tôt pour permettre la sortie des eaux des Archégoniates au Silurien supérieur. A cette époque, les Charophycées existent (Kidston & Lang, 1921; Edwards & Lyon, 1983).

Par ailleurs les mycobiontes associés aux phototrophes actuels sont non septés (Glomales) dans près de 80% des cas. Un mycobionte raisonnable lors de la sortie des eaux serait donc non septé. Or, comme nous l'avons déjà évoqué, les champignons non septés existent dès avant le Silurien. Sur la base d'hyphes, de vésicules ou de chlamydospores, d'autres auteurs retrouvent d'ailleurs le genre *Glomus* au Paléozoïque (Taylor, 1993a), ce qui est cohérent avec l'horloge moléculaire de Berbee et Taylor, 1993. Dans une analyse critique poussée, Pirozynski et Dalpé (1989) acceptent les fossiles décrits à partir du Dévonien (-395 Ma). D'autres observations, plus anciennes, seraient suspectes de contamination par du matériel moderne lors de l'extraction. Ancêtres potentiels des Archégoniates et des Glomales ont donc pu interagir au Silurien en une structure proche des mycophycobioses.

Les mycophycobioses actuelles évoquent de possibles associations primitives

Quel lien y a-t-il entre ces mycophycobioses supposées et les mycophycobioses actuelles ? Les mycophycobioses actuelles ne présentent pas le mycobionte non septé postulé pour les associations primitives. Pourtant, comme l'observe Pirozynski (1981), les *Endogonaceae* sont présents en milieu marin, où ils s'associent notamment avec des bivalves (*Anomia simplex* par exemple). Il faut donc supposer que ces associations primitives, au fort potentiel évolutif, aient évolué sans laisser aucune descendance directe, ou que d'éventuels descendants non modifiés de celles-ci aient été remplacés dans leurs niches originelles par des associations à ascomycètes, formées plus tardivement (indépendamment ou par substitution du partenaire non septé par un ascomycète). D'ailleurs, un évènement d'extinction en masse aussi violent que la crise permo-triasique, qui marque la fin du Paléozoïque, a probablement fait disparaître les formes de transition vers le milieu terrestre: 90% de la faune sessile du littoral fut décimée par cette crise, qui entraina de grandes régressions marines (Erwin, 1994).

Le mycobionte des mycophycobioses n'a pas le rôle nutritionnel postulé pour la conquête du milieu terrestre. Mais, même si l'on se refuse à considérer les mycophycobioses comme mutualistes (le genre *Mycosphaerella* comporte par ailleurs des espèces terrestres phytoparasites), elles montrent que l'association stable d'un champi-

gnon et d'une macroalgue est possible, ouvrant la voie à une évolution commune. Le mycobionte pourra alors acquérir un rôle dans la nutrition du photobionte. Cette évolution, et la conquête des milieux émergés, sont certainement limitées pour les mycophycobioses actuelles par l'équipement pigmentaire du photobionte (photosynthèse et photoprotection). Tout au moins les mycophycobioses actuelles évoquent-elles ce qu'on pu être ces associations primitives.

L'étude des fossiles des premiers végétaux terrestres montre-t-elle une origine mutualiste des Archégoniates, et permet-elle de retrouver des mycophycobioses fossiles ?

LA COLONISATION DU MILIEU TERRESTRE PAR LES PREMIERS VEGETAUX TERRESTRES PLURICELLULAIRES

La sortie des eaux: un tableau paléontologique flou

Les premiers végétaux terrestres pluricellulaires connus par des fossiles apparaissent au Silurien (vers -400 Ma, Pratt *et al.*, 1978), voire au plus tôt à l'Ordovicien supérieur, si l'on en croit les fragments de cuticules et spores datés de -470 Ma (Gray, 1985; Taylor & Taylor, 1993). Ces fossiles sont difficilement interprétables, car ils ne peuvent être rattachés sans controverse à des groupes actuels. L'exemple du genre *Protosalvinia*, végétal non vasculaire du Dévonien (Gray & Boucaut, 1979), attribué selon les auteurs aux Ptéridophytes, aux Bryophytes, aux Rhodophytes ou aux Phéophytes, est révélateur. Par leur morphologie, ces premiers végétaux terrestres rappellent des algues ou des Hépatophytes (Gray, 1985; Taylor, 1988; Edwards *et al.*, 1995), sans qu'une affiliation aux Hépatophytes modernes soit plausible (Krassilov & Schuster, 1983): ces tentatives n'ont pas de descendance actuelle évidente. Plusieurs tentatives de sortie des eaux, indépendantes phylogénétiquement, pourraient avoir eu lieu: de même, actuellement, lichens et mycophycobioses font intervenir plusieurs groupes d'algues et sont donc polyphylétiques du point de vue du phycobionte. Il est donc difficile d'avoir une interprétation consensuelle des données paléontologiques.

Certains fossiles de végétaux primitifs font intervenir des structures évoquant des hyphes, mais cette interprétation est souvent discutable. En effet, si les parois fongiques peuvent être bien préservées, des confusions sont possibles avec des structures filamenteuses non fongiques ou des artéfacts de fossilisation: c'est le cas de certaines structures endocellulaires interprétées comme des endomycorhizes (Cridland, 1962). De plus, il est difficile de conclure sur la nature des échanges physiologiques, mutualistes, parasitistes, ou même saprophytiques *post-mortem*, qui s'opéraient dans les structures observées. L'intégrité des tissus de l'hôte, attestant la biotrophie, est d'une observation délicate.

La radiation des mycobiontes non septés actuels serait contemporaine de la sortie des eaux

Outre l'ancienneté des fossiles rapportés aux Glomales évoquée plus haut, plusieurs indices laissent à penser que le mutualisme de type endomycorhizien est ancien. Comme nous le verrons plus loin, de nombreux végétaux terrestres sont actuellement

associés à des Glomales, alors qu'ils appartiennent à des familles éloignées les unes des autres; la répartition géographique universelle des champignons endomycorhiziens suggère que ces associations se sont mise en place avant la fragmentation de la Pangée (vers -150 Ma - Pirozynski, 1981). L'ancienneté de ce mutualisme est également suggérée par la biotrophie obligatoire. La culture *in vitro* est en effet actuellement impossible et la sexualité des Glomales est très réduite, voire absente. Les Glomales constituent donc probablement un groupe de "fossiles vivants", protégés dans la niche écologique très stable que représente l'endophytisme.

Cette ancienneté serait contemporaine de l'apparition des végétaux terrestres. Un autre argument en ce sens a été récemment fourni par la comparaison des gènes ribosomaux des Glomales, et de la datation des divergences entre les principales familles à l'aide d'une horloge moléculaire (Simon *et al.*, 1993). Si les *Acaulosporaceae* et les *Gigasporaceae* divergent des *Glomaceae* à la fin du Paléozoïque, l'ensemble des Glomales sépare des zygomycètes non endomycorhiziens entre -460 et -355 Ma, c'est-à-dire, à l'époque de la sortie des eaux (Silurien): nous évoquerons plus loin les travaux paléontologiques de Remy *et al.* (1994) qui soutiennent cette assertion. Ce résultat est cohérent avec ceux de l'horloge de Berbee et Taylor (1993), qui datent la divergence entre Glomales et Septomycètes à -490 Ma environ (Ordovicien). Ceci indiquerait une radiation conjointe des végétaux terrestres et de leurs mycobiontes actuels. Plus encore, c'est peut-être de cette association qu'auraient émergé les Septomycètes. Citons Berbee & Taylor (1993): "il n'est pas impossible que la radiation des champignons vrais trouve son origine dans des groupes de champignons d'eaux douces associés à des algues vertes, voisins des chytridiens". Ces données sont à prendre avec précaution: l'étalonnement de l'horloge moléculaire est toujours délicat, et rien ne permet d'affirmer la nature des relations qui unissaient les ancêtres des Glomales aux premiers végétaux terrestres. Taylor et Taylor (1993) discutent d'ailleurs le mutualisme. Néanmoins, la radiation conjointe est cohérente avec notre hypothèse. Les données paléontologiques ajoutent-elles des arguments à ces observations ? Nous analyserons successivement le cas des macrophytes fossiles non vasculaires, puis vasculaires.

Les premiers macrophytes terrestres vasculaires ne montrent aucun mutualisme indiscutable

Les Nématophytes, structures thalloïdes terrestres du Silurien, d'affinité systématique discutée, sont surtout connues par des fragments. Ces végétaux ont pu être interprétés comme des structures mixtes, le partenaire fongique y étant représenté par des structures allongées et tubulaires (Pirozynski & Malloch, 1975). Une nature mutualiste pourrait être suggérée pour les fossiles de Nématophytes, dont *Prototaxites* (=*Nematophycus*), végétal non vasculaire de la flore de Rhynie, en raison de la présence en leur sein de structures filamenteuses dotées de curieux *septa* (Schmid, 1976; Stubbelfield & Taylor, 1988). Burgess et Edwards (1988) notent dans leur description du genre voisin *Nematasketum* "la ressemblance superficielle de (ces) systèmes filamenteux apparemment fusionnés avec les agrégations hautement organisées d'hyphes fongiques dans les lichens et de filaments dans les algues brunes". Des structures filamenteuses isolées sont souvent observées, semblables aux structures médullaires des Nématophytes, au Silurien (Taylor, 1988; Taylor & Taylor, 1993).

De telles structures ne nous paraissent pas nécessairement caractéristiques de champignons, car des cellules semblables à des hyphes sont connues chez des macroalgues actuelles: Rhodophytes, Chlorophytes (Codiales), Phéophytes (Fucales, Laminariales). De telles analogies, invoquées pour appuyer le lien évolutif entre algues et champignons (Kohlmeyer, 1975; Chadefaud, 1972; Demoulin, 1974, 1985), peuvent aussi résulter de convergences évolutives. L'existence de mycophycobioses parmi les premiers végétaux terrestres nous paraît donc pas prouvée de façon indiscutable. Au Silurien supérieur, *Parka*, algue verte proche des actuels *Coleochaete* (Taylor & Taylor, 1993), est une forme intermédiaire probable dans la sortie des eaux, mais ne montre aucun mycobionte. Pourtant, des interactions de type parasitaire sont connues à cette époque sur des fossiles de Charophycées (Plasmodiophoromycète sur *Paleonitella* - Taylor *et al.*, 1992): donc la fossilisation n'est pas limitante.

Les végétaux vasculaires primitifs fossiles contiennent des mycobiontes probables

Les végétaux vasculaires (ou Trachéophytes) primitifs semblent s'être développés dès le Silurien (Boureau *et al.*, 1978), à proximité de la limite eau/terre ferme, comme les bords des eaux douces ou saumâtres. Ces Trachéophytes primitifs ont été apparentés à des Ptéridophytes actuels (Boureau *et al.*, 1978; Edwards & Fanning, 1985). L'originalité de leur appareil végétatif est de comporter des cellules différenciées pour la conduction de l'eau et des solutés, ce qui favorise la régionalisation des échanges avec le milieu et autorise la différenciation de parties aérienne et souterraines (Raven, 1977). Certains auteurs conjecturent que cette évolution pourrait avoir été également favorisée par l'influence du champignon sur la morphogénèse du végétal (Jeffrey, 1962; Remy *et al.*, 1992), notamment sur l'apparition de parenchymes massifs et de la vascularisation. Lewis (1991) propose notamment qu'en stimulant le métabolisme de la phénylalanine ammonia-lyase, les champignons aient pu favoriser l'apparition de la lignine, autre caractéristique des végétaux vasculaires (Raven, 1977).

Les premiers Trachéophytes présentent-ils des preuves indiscutables d'association avec des partenaires fongiques postulés plus haut ? Le problème est de cerner les premiers végétaux vasculaires. *Cooksonia* est considéré comme le plus ancien trachéophyte, alors que la compression du matériel fossile interdit toute étude anatomique d'éventuels faisceaux conducteurs (Taylor, 1988). Sur des restes exceptionellement conservés, Edwards *et al.* (1986) n'en trouvent pas. D'autre part, aucun endophyte n'a été décrit dans *Cooksonia* - Pirozynski (1981) estime pourtant que ce n'est qu'une question de temps. Loin de présenter une morphologie caractéristique de trachéophyte, *Orestovia*, organisme thalloïde du Dévonien, serait vasculaire (Krassilov, 1981). Ce végétal, associé à un champignon possiblement ascomycète, pourrait représenter une association mutualiste colonisatrice et mériterait plus d'attention. Krassilov estime néanmoins que la relation est de type parasitaire.

Au-delà de ces spéculations, il est frappant de remarquer que l'un des plus anciens témoignages de végétation vasculaire montre des associations mutualistes. Il s'agit de la flore silicifiée de Rhynie, datant du Dévonien inférieur, actuellement interprétée comme un écosystème semi-lacustre. Une cinquantaine d'espèces fongiques y a été reconnues par Kidston et Lang (1921). Ces auteurs ne décrivent pas de mutualistes, tout en n'excluant pas qu'il y en ait parmi ces espèces. Pourtant, *Palaeomyces aste-*

roxyli, dans les rhizomes d'*Asteroxylon*, est souvent cité comme exemple d'association de type VA (Stubblefield & Taylor, 1988 avec référence à Kidston & Lang, 1921 !). Dans une étude des champignons de la flore de Rhynie, Boullard et Lemoigne (1971) décrivent une association mutualiste sur *Rhynia gwynne-vaughanii* et *Rhynia major*, deux Archégoniates primitifs (Lemoigne, 1968). L'association est régulière, n'entraîne pas de nécrose et épargne les axes dressés, la stèle, les apex et les gamétanges. Ces caractères évoquent ceux observés chez les Ptéridophytes mutualistes actuelles et poussent ces auteurs à conclure à une symbiose mutualiste. La présence du même endophyte dans ces deux végétaux soutient l'hypothèse de Lemoigne (1968) selon laquelle *Rhynia gwynne-vaughanii* est le gamétophyte de *Rhynia major*. Cette analyse des *Rhynia* est partiellement remise en cause par certains auteurs. Edwards (1986) observe des sporanges sur *Rhynia gwynne-vaughanii* et interprête l'ornementation réticulée des trachéides comme un artefact de dégradation bactérienne; ces "trachéides" seraient en fait équivalents à des hydroïdes de mousses. Ces observations justifieraient le reclassement de *Rhynia gwynne-vaughanii* au sein d'un genre nouveau, *Aglaophyton*, proche d'un stock ancestral commun aux Bryophytes et aux Trachéophytes.

Une telle approche implique d'une part que le mycobionte commun à *Rhynia major* et *Aglaophyton* ait été peu spécifique et répandu dans la flore d'alors, comme les champignons endomycorhiziens actuels, d'autre part, que la présence d'un mycobionte soit bien un caractère ancestral au sein des Archégoniates. A l'encontre de Boullard et Lemoigne, Remy *et al.* (1994) observent de très beaux arbuscules dans la zone corticale, dotée de cellules à parois minces, d'*Aglaophyton*. Ces arbuscules prouvent à la fois l'ancienneté des associations de type VA et confirment l'ancienneté des Glomales. La description d'arbuscules sur *Rhynia major* est probablement une question de temps (alternativement, on notera l'absence d'arbuscules, sur des associations actuelles à partenaire non septé comme celles de *Gentianaceae* (McGee, 1985) ou surtout celles de *Psilotum nudum* sur lesquelles nous reviendrons). Remy *et al.* (1994) concluent de ces observations que "les champignons saprophytes, parasites et mutualistes (souligné par nous) existaient bien au Dévonien" et que "de telles interactions ont accompagné le développement de la flore terrestre".

Le mutualisme peut expliquer comment ces organismes, seulement pourvus de rhizoïdes, ont pu absorber efficacement les éléments minéraux du milieu (Lewis, 1991). A partir du Dévono-carbonifère, des endophytes de type endomycorhizien sont couramment décrits dans les restes des Trachéophytes (Cridland, 1962; Wagner & Taylor, 1981, 1982; Stubblefield *et al.*, 1985 notamment - pour revue, voir Pirozynski, 1976; Stubbelfield & Taylor, 1988; Taylor, 1990, 1993b).

En conclusion, l'étude des fossiles ne permet pas d'affirmer l'existence systématique d'associations mutualistes parmi les premiers végétaux vasculaires, mais l'absence de fossiles convaincants n'est guère étonnante, compte-tenu des difficultés d'interprétation. En revanche, l'importance du mutualisme paraît confirmée dès le Dévonien inférieur. L'analyse des Archégoniates actuels va nous permettre de cerner davantage l'évolution et le rôle du mutualisme dans la sortie des eaux.

LA COLONISATION DU MILIEU TERRESTRE PAR LES ARCHÉGONIATES INFÉRIEURS ACTUELS

Les Archégoniates inférieurs sont les Archégoniates qui ne forment ni fleurs, ni graines. On peut les subdiviser en deux groupes:

- les Bryophytes, Hépatophytes et Anthocérotophytes forment un groupe (*Atrachaeta* de certains auteurs) certainement polyphylétique (Crandall-Stotler, 1986), non vasculaire et où l'haplophase reste majeure (gamétophyte développé, sporophyte porté par le gamétophyte);
- les Ptéridophytes comprennent de nombreux groupes caractérisés par leur état vasculaire et la dominance de la diplophase (sporophyte développé).

La diversité du mutualisme chez les Anthocérotophytes et les Hépatophytes

Les Anthocérotophytes et les Hépatophytes occupent un autre milieu offert à la colonisation par les végétaux aquatiques: les bords des eaux douces. Certaines Anthocérotophytes et certaines Hépatophytes forment des associations avec des champignons, dont les structures et la régularité dans les espèces concernées (Boullard, 1988), laissent penser à un mutualisme, même si aucune étude physiologique ne permet de l'affirmer. L'infection est limitée à certaines parties de l'hôte et épargne les méristèmes, les gamétanges, les sporophytes et les propagules végétatives. Seul le gamétophyte est mutualiste: on parle de mycothalle pour désigner le thalle mixte formé, dont l'infestation systémique n'est pas sans évoquer les mycophycobioses. Mais, à l'échelle cellulaire, les structures sont bien différentes et évoquent plutôt les associations mycorhiziennes (tableau 3).

Le gamétophyte de *Phaeoceros laevis* (Anthocérotophyte) est ainsi associé avec un mycobionte non septé, présentant des arbuscules (Ligrone, 1988). Chez les Hépatophytes, la situation est plus complexe (Pocock & Duckett, 1985a, c; Boullard, 1988) et l'on distingue principalement trois types d'association.

Certaines Jungermanniales (*Jungermanniineae* et *Geocalycineae*) et quelques Metzgeriales (*Aneuraceae*) abritent régulièrement des basidiomycètes dicaryotiques, sans anses d'anastomoses (Pocock & Duckett, 1984), dont le parenthésome imperforé indique que ce sont probablement des Hétérobasidimycètes (Ligrone *et al.*, 1993). On observe des dérives vers des formes non chlorophylliennes mycotrophes[1], dépendant probablement du mycobionte pour leur alimentation carbonée: c'est le cas de *Cryptothallus mirabilis*, dont l'organisme souterrain est dépourvu de pigments chlorophylliens (Pocock & Duckett, 1984). L'ultrastructure de ces associations révèle des similitudes avec les endophytes d'*Orchidaceae*: on observe notamment des phases de digestion du mycobionte (Ligrone *et al.*, 1993): l'existence de formes mycotrophes est un autre point commun.

---

(1) Nous désignons par "mycotrophie" la situation physiologique où le végétal est sous la dépendance trophique du champignon pour son alimentation carbonée. Ceci n'exclut pas des échanges, vitaminiques en particulier, du végétal vers le champignon. Le végétal n'est alors plus phototrophe, mais mycotrophe.

TABLEAU 3: Les principaux types morphologiques de mycorhizes et leurs caractéristiques résumées.

TYPE	"vésiculo-arbusculaire"	"ectomycorhizien"	"ectendomycorhizien" (1)	"à pelotons" (2)
PHOTOBIONTE	Plus de 80% des Spermaphytes et la plupart des Ptéridophytes	Spermaphytes ligneuses (très rares Ptéridophytes)	Spermaphytes	Spermaphytes et certaines Ptéridophytes
MYCOBIONTES	non septés, biotrophes stricts "Glomales" 200 espèces	septés, voisins de genres saprophytes Asco- et Basidio-mycètes 5000 espèces	septés Asco- et Basidio-mycètes quelques espèces	septés, voisins de genres parasites Asco- et Basidio-mycètes environ 10 espèces
STRUCTURES FONGIQUES (% de l'organe mixte formé)	vésicules seulement ou vésicules et arbuscules intracellulaires (10%)	manteau fongique autour de la racine et réseau de Hartig cortical, strictement extracellulaire (40%)	manteau d'épaisseur variable, réseau de Hartig et structures intracellulaires (pelotons, suçoirs...) (variable)	hyphes et pelotons intracellulaires (40%)
ANCIENNETE	Silurien	Crétacé (ou plus tardif ?)		
RESSOURCES EXPLOITEES PAR LE MYCOBIONTE	phosphore inorganique >> sols bien minéralisés	phosphore organique ou non azote organique ou non >> sols moyennement minéralisés	mal connu et probablement variables selon les types - parfois, le mycobionte est par ailleurs symbiote d'un autre végétal	phosphore et azote organiques >> sols mal minéralisés
CAS DE MYCOTROPHIE	+	-	+	+
ASSOCIATIONS SEMBLABLES CHEZ D'AUTRES PHOTOTROPHES	Marchantiales Metzgeriales Anthocérotophytes	Mycophycobioses actuelles Lichens Endophytes de Monocotylédones	-	Jungermaniales Metzgeriales

(1) Les mycorhizes arbutoïdes et monotropoïdes des Ericales sont comprises dans ce type. (2) Mycorhizes des *Orchidaceae* et mycorhizes éricoïdes des Ericales.

Certaines Marchantiales et certaines Metzgeriales (*Fossombroniaceae*) s'associent avec un mycobionte non septé (Strullu *et al.*, 1981) produisant des arbuscules intracellulaires, voire des vésicules (Ligrone & Lopes, 1989), comme dans le cas des endomycorhizes vésiculo-arbusculaires, à tel point que le mycobionte pourrait être un Glomale (Strullu *et al.*, 1981; Boullard, 1988). Toutefois, des souches de *Pythium* (Oomycète) auraient été isolées à partir de thalles infectés (Carré & Harrisson, 1961). Ce type d'association semble sporadique au sein même des espèces concernées (des thalles aposymbiotiques peuvent être trouvés, Duckett *et al.*, 1991).

Enfin, dans certaines espèces de deux sous-ordres de Jungermanniales (*Lepidoziineae* et *Cephaloziineae*), on observe régulièrement des rhizoïdes infectés par des hyphes qui se prolongent dans le substrat (Pocock & Duckett, 1985b). L'apex de ces rhizoïdes est alors renflé. L'ultrastructure du mycobionte révèle qu'il s'agit d'ascomycètes (Duckett & Renzaglia, 1988; Duckett *et al.*, 1989). Parfois, ces Hépatophytes émettent dans le substrat des axes flagelliformes riches en rhizoïdes infectés, aux feuilles régressées ou absentes (Duckett & Clymo, 1988; Duckett *et al.*, 1991): de tels organes explorent le sol sur plusieurs dizaines de centimètres et pourraient remplir la fonction de racine (Duckett *et al.*, 1989). Ces associations, qui se rencontrent dans des milieux riches en matière organique, rappellent les mycorhizes éricoïdes (Duckett *et al.*, 1991; Duckett & Read, 1991) dont ils partageraient les mycobiontes (Duckett & Read, 1995). Pocock et Duckett (1985b) notent des cas possibles de mycotrophie: des espèces du genre *Kurzia*, pourvues de rhizoïdes infectés, vivent à l'ombre de *Calluna* et ont une couleur pâle, suggérant une faible teneur en chlorophylle.

Origines du mutualisme chez les Hépatophytes

Quelle est l'ancienneté de ces associations, et plus particulièrement de celles impliquant un partenaire non septé ? Aucun fossile ne répond à cette question, mais les associations impliquant des Ascomycètes ou des Basidiomycètes pourraient être tardives, comme nous le verrons pour les mycorhizes impliquant ces mycobiontes. Les associations seraient apparues après la divergence des principaux ordres d'Hépatophytes (Marchantiales, Metzgeriales et Jungermanniales), et de façon polyphylétique, attestant d'une prédisposition de ce groupe aux interactions avec les champignons (Duckett & Ligrone, 1985; Duckett *et al.*, 1991).

Il est également difficile de se prononcer quant à l'ancienneté de ces phototrophes. Krassilov et Schuster (1983) supposent que "leur capacité à se diversifier - voire, à coloniser les continents - a été favorisée par l'évolution préalable d'un couvert de grandes plantes vasculaires". Les fossiles connus, malgré la fossilisation probablement médiocre de ces organismes, indiquent au plus tôt une origine tardisilurienne pour les Hépatophytes et mésozoïque pour les Anthocérotophytes, et infirmeraient l'hypothèse d'un rôle dans la colonisation initiale du milieu terrestre (Schuster, 1981; Krassilov & Schuster, 1983; Taylor & Taylor, 1993).

Ces associations impliquent des modifications du thalle (comme par exemple le renflement de l'apex des rhizoïdes colonisés - Duckett *et al.*, 1991, Boullard, 1988), illustrant les innovations morphologiques liées au mutualisme. Ces associations semblent par ailleurs liées à un relatif affranchissement de l'eau: elles sont absentes dans des conditions de forte humidité (Boullard, 1988). La présence chez les Hépatophytes

de cuticule et de structures évoquant des stomates, quoique moins finement régulées, indiquent une tendance à l'homéohydrie. La présence du mycobionte (parfois au sein d'axes flagelliformes rappelant des racines) s'inscrit dans cette tendance. Mais ces Bryophytes restent inféodées à des milieux peu hostiles et n'ont pas donné lieu à une grande diversification évolutive: la dominance de l'haplophase a probablement limité les potentialités évolutives de ces groupes.

Les Bryophytes (*stricto sensu*) ont adopté une stratégie poïkilohydrique, ■ mutualiste

Les Bryophytes présentent de nombreux traits archaïques ou peu évolués dont certains les rapprochent des Charophycées: structure de l'archégone et modalités de fécondation, morphologie de l'appareil végétatif, cycle à haplophase dominante,... (Mishler & Churchill, 1985, Graham *et al.*, 1991). Elles réussissent néanmoins à coloniser le milieu terrestre avec plus ou moins de succès. Les premiers fossiles connus datent du dévono-carbonifère (Krassilov & Schuster, 1983; Taylor & Taylor, 1993), c'est-à-dire tard pour participer à la colonisation initiale du milieu terrestre.

Aucun mycobionte n'a été décrit dans ce groupe (Jeffrey, 1962; Parke & Linderman, 1980; Pocock & Duckett, 1985c), ce qui constitue un caractère régressif si l'on considère que les premiers Archégoniates étaient pourvus de mycobiontes (*Aglaophyton*, par exemple). Tout au plus, une colonisation par des Glomales, sans formation d'arbuscules, est observable à proximité d'autres végétaux endomycorhizés (Parke & Linderman, 1980). Cependant, les mousses semblent avoir été capables de quitter rapidement les milieux situés à l'interface entre l'eau et les terres émergées et de coloniser des milieux hostiles, où elles concurrencent les lichens. Elles ont adopté une stratégie de tolérance aux privations hydriques et donc minérales: la poïkilohydrie, particulièrement efficace notamment sur les substrats à peine modifiés par les associations lichéniques. La croissance continue d'un axe qui se décompose lentement après la mort des cellules permet le piégeage des débris résultant de l'altération du substrat, des cendres volcaniques et des apports éoliens. Ceux-ci s'accumulent avec la matière organique issue des mousses elles-mêmes: c'est la stratégie du coussinet, bien adaptée à la formation de sols primitifs et à l'installation d'une microflore diversifiée.

L'association avec des champignons n'est donc pas une condition nécessaire à la vie en milieu terrestre des Archégoniates, mais plutôt une condition nécessaire à une stratégie minimisant les privations hydriques (ou homéohydrie) au sein de ce groupe. Les Bryophytes évoluèrent sans partenaire fongique (Jeffrey, 1962), en adoptant une stratégie poïkilohydrique certes efficace, mais lourde d'implications. Diverses raisons ont en effet concouru à limiter l'apparition de structures spécialisées dans ce groupe: pour maximiser l'absorption hydrique et minérale en période de végétation, toute la surface de l'organisme effectue cette fonction; la dessiccation à laquelle l'organisme est soumis ■ limité l'apparition de structures délicates; de surcroît, l'haplophase dominante ne semble guère propice à la complexification. Aussi les Bryophytes constituent-elles une relative impasse évolutive, et leur place reste-t-elle marginale, comme celle des Anthocérotophytes et des Hépatophytes, dans la plupart des écosystèmes terrestres.

Cependant, les autres archégoniates, dotés d'un mycobionte, ont une stratégie homéohydrique vraie grâce à l'apparition de systèmes conducteurs (Raven, 1977).

L'homéohydrie favorise l'apparition d'organes et d'une régionalisation des échanges avec le milieu (racines/feuilles). C'est cette stratégie, et le rôle qu'y joue le mycobionte, que nous allons analyser maintenant.

Les Ptéridophytes sont mutualistes depuis leur émergence

Les Ptéridophytes sont associés à des mycobiontes, septés ou, le plus souvent, non septés, qui se développent dans les parties non chlorophylliennes. Le mycobionte s'associe aux gamétophytes, pour lesquels le terme de mycothalle peut être conservé, et/ou aux sporophytes, où le mycobionte envahit les racines, formant d'authentiques mycorhizes, et parfois le rhizome ("mycorhizome"). Selon Harley et Harley (1987), 70% des Ptéridophytes de la flore anglaise sont mutualistes. Le travail considérable de Boullard (1979), appuyé par celui de Berch et Kendrick (1982), a bien montré la nature mutualiste de ces Trachéophytes. Il n'a guère été complété depuis que par les apports de la microscopie électronique.

Chez les Lycophytes, les Lycopodiales abritent des mycobiontes septés ou non septés. Des vésicules (Schmid & Oberwinckler, 1993) et parfois des arbuscules intracellulaires (voir notamment Duckett et Ligrone, 1992) ont été décrits dans cet ordre, évoquant des endomycorrhizes VA. L'association est régulière pour les gamétophytes, souvent non-chlorophylliens et souterrains, qui dépendent probablement du mycobionte pour leur alimentation carbonée; elle est peu fréquente dans les sporophytes. Les Sélaginellales, à l'inverse, possèdent souvent des mycobiontes septés ou non (Boullard, 1979) dans le sporophyte, mais jamais dans le gamétophyte: ici encore, des vésicules et des arbuscules peuvent être observées. Seules les Isoetales, généralement aquatiques, paraissent dépourvues de telles associations. Les fossiles carbonifères de ce groupe montrent déjà de nombreuses associations (Boullard, 1979), souvent discutées toutefois (Cridland, 1962).

Au sein des Psilophytes actuelles, des mycobiontes ont été décrits dans les gamétophytes et certaines parties des sporophytes, chez *Tmesipteris* (Holloway, 1917) et *Psilotum nudum*, où un mycobionte non septé, formant des vésicules a été décrit (Bierhorst, 1953; Peterson *et al.*, 1981), ainsi qu'un mycobionte septé (Bierhorst, 1953). *Psilotum*, aux caractères primitifs (pas de feuilles ni de racines, embryon exoscopique), rappelle assez la morphologie des *Rhynia* de la flore de Rhynie et constituerait selon certains auteurs un "fossile vivant" (Lemoigne, 1968): l'existence, dans les deux cas, d'endophytes non septés appuie cette similitude. Le mycobionte non septé de *Psilotum* ne forme toutefois pas d'arbuscules, ce qui évoque le cas des Lycophytes.

Les Sphénophytes forment des associations réputées rares, peu étendues et facultatives au niveau du sporophyte (Boullard, 1979). Koske *et al.* (1985) signalent néanmoins de fréquents mycobiontes non septés formant des vésicules et des arbuscules sur le matériel qu'ils étudient. Les associations semblent, selon ces auteurs, se former surtout dans les milieux secs.

Les Filicophytes possèdent également des mycobiontes. Ces associations impliquent un partenaire non septé, formant vésicules et arbuscules, ou parfois septé voire pourvu de boucles (Boullard, 1979). Ces associations sont constantes dans les gamétophytes et les sporophytes des Eusporangiées. Diverses situations existent en revanche chez les Leptosporangiées. Ainsi, les Hydroptéridales n'ont pas de mycobionte, tandis

qu'au sein des Filicales, les associations peuvent être régulières (gamétophytes des *Schizaeaceae*, sporophytes des *Gleicheniaceae*), fréquentes (*Pteridaceae*) ou lâches et facultatives (*Aspleniaceae, Polypodiaceae*,...). De rares ectomycorhizes ont été décrites chez des Filicophytes (*Dryopteris filix-mas*, Harley & Harley, 1987), notamment habitant des forêts riches en ectomycorhizes (Cooper, 1976).

L'identité des partenaires des Ptéridophytes est mal établie. Des Glomales sont probablement impliquées, ainsi que certains Oomycètes: des souches de *Pythium* ont en effet été isolées à partir de mycorhizomes de leptosporangiées (Hepden, 1960). Quant aux partenaires septés, leur identification reste à préciser. Dans le tableau 3, nous proposons de rapprocher certaines de ces associations des endomycorhizes à Septomycètes. Le rôle de ces mycobiontes a également été rarement étudié, mais leur effet bénéfique a pu être montré en culture *in vitro*, par comparaison avec des témoins aposymbiotiques (Freedberg, 1962). Ils seraient notamment impliqués dans l'apport de phosphore au photobionte (Cooper, 1976, 1977).

Tendances du mutualisme chez les Ptéridophytes

Possédant un cycle surtout diplophasique, qui optimise l'exploitation du brassage génétique issu de la la fécondation, les Ptéridophytes vont envahir les écosystèmes terrestres, avant de laisser, à la fin du Mésozoïque, la place aux Spermaphytes. Chez les Ptéridophytes, Boullard (1979) propose des tendances évolutives du mutualisme. L'évolution du gamétophyte conduit à une réduction de l'haplophase et la perte du mutualisme s'opère parallèlement à la perte de taille et la diminution de la durée de vie du gamétophyte. L'affranchissement du sporophyte est plus tardif dans l'évolution des Ptéridophytes, et s'opère alors qu'apparaissent feuilles et racines qui assureront son indépendance trophique à l'organisme.

Notons d'abord que les Ptéridophytes aquatiques (*Isoetaceae*, Hydroptéridales) sont dépourvues de mycobionte, ce qui est cohérent avec l'hypothèse d'un rôle du mycobionte dans l'homéohydrie; l'investissement en photosynthétats exigé par le mycobionte ne se justifie pas lorsque l'eau et les solutés sont abondants. De plus "qu'il s'agisse de rhizomes, de racines ou même de gamétophytes, une indiscutable carnosité accompagne l'endosymbiose" (Boullard, 1979). Cette morphologie, particulièrement charnue, semble bien liée à la présence du champignon, puisqu'elle disparaît en l'absence du mycobionte dans le cas de gamétophytes de *Lycopodium* cultivés *in vitro* (Freeberg, 1962; Freeberg & Wetmore, 1957). Cette observation vient conforter, comme chez les Hépatophytes, le rôle de "stimulateur" de la morphogénèse que nous avons attribué au mycobionte pour les premiers végétaux terrestres.

Enfin, de nombreux gamétophytes non chlorophylliens et souterrains, appartenant à des groupes divers, semblent dépendre du mycobionte pour leur alimentation carbonée. Cette tendance à la mycotrophie, déjà observée sur des Hépatophytes pourvues de mycobiontes septés, s'exprime chez les Lycophytes (*Lycopodiaceae* et *Urostachyaceae*), les Psilophytes (*Tmesipteris*, *Psilotum*) et les Filicophytes (Eusporangiées: *Ophioglossaceae*; Leptosporangiées: *Schizaeaceae*) (Boullard, 1979; Hadley, 1986). Clairement, cette stratégie ne convient pas dans le cas de milieux entièrement lithiques. Plusieurs explications peuvent être avancées. Une telle dépendance trophique du gamétophyte a pu se développer au cours de l'évolution régressive du gamétophyte, notam-

ment favorisée par l'apparition d'écosystèmes dotés de sols riches en matière organique. Cette stratégie peut aussi être primitive, les gamétophytes trouvant refuge, durant la saison difficile, dans des accumulations organiques. Pirozynski et Malloch (1975) suggèrent que les premiers mycobiontes ont pu être saprophytes: ils auraient alors permis un court-circuit dans les cycles de la matière des écosystèmes primitifs, palliant ainsi la pauvreté des milieux.

En conclusion, les Ptéridophytes paraissent avoir très tôt possédé des associations mutualistes, notamment celles de type VA héritées de leur ancètres dévoniens - mais aussi des associations à partenaires septés apparues plus tardivement (en tout cas absentes des fossiles paléozoïques). La généralité des associations VA ne se dément pas chez les Archégoniates supérieurs, comme nous allons le voir.

LA COLONISATION DU MILIEU TERRESTRE PAR LES ARCHÉGONIATES SUPÉRIEURS (SPERMAPHYTES)

A côté des nombreuses adaptations (tant de l'appareil végétatif que de la reproduction) qui font d'eux des végétaux terrestres, les Préspermaphytes et les Spermaphytes ont conservé des associations avec des champignons. Celles qu'ils établissent avec les racines sont bien connues sous le nom de mycorhizes (tableau 3; Smith & Douglas, 1987). Pour la flore anglaise, Harley et Harley (1987) estiment que 100% des Gymnospermes et 80% des Angiospermes ont des symbiotes mycorhiziens. Nous verrons néanmoins que d'autres associations plus systémiques que les mycorhizes peuvent se mettre en place.

Les Spermaphytes ont développé deux principaux types de mycorhizes

Le premier type de mycorhizes, établi avec un partenaire non septé, est l'endomycorhize à vésicules et arbuscules (VA par abréviation - Nicolson, 1967; Hayman, 1983). Le mycobionte développe un réseau discret d'hyphes à l'extérieur de la racine, jusqu'à 8 cm des tissus racinaires. Le mycelium pénètre à l'intérieur de la racine et reste d'abord intercellulaire. Il forme généralement des renflements inter- ou intra-cellulaires: les vésicules. Le mycélium intercellulaire pénètre le plus souvent à l'intérieur des cellules et forme des structures très ramifiés ou arbuscules. La masse fongique ne dépasse généralement pas 10% de la masse totale de la mycorhize.

Les endomycorhizes à vésicules et arbuscules jouent un rôle essentiel dans l'alimentation en phosphore de la plante hôte (Mosse, 1973; Pearson & Tinker, 1975), ainsi que celle d'autres éléments peu mobiles dans le sol (Gianinazzi-Pearson & Gianinazzi, 1983) et assurent une protection phytosanitaire très efficace des racines contre les agents pathogènes du sol (Schönbeck, 1979; Dehne, 1982).

Ce type mycorhizien ajoute à sa généralité son ancienneté: il est connu au moins depuis le Trias (-230 Ma), où des racines silicifiées d'*Antarcticycas* (proche des Cycadales actuelles) retrouvées en Antarctique, montrent des arbuscules parfaitement reconnaissables (Stubbelfield *et al.*, 1987a, b, c). Ces arbuscules sont parfaitement reconnaissables, quoique plus grossiers que ceux décrits au Dévonien inférieur par Remy *et al.* (1994).

Un autre type de mycorhize est répandu chez les Spermaphytes ligneuses: les ectomycorhizes. Ici, le mycobionte induit des modifications morphologiques de la racine et peut représenter jusqu'à 40% de la masse mycorhizienne. Le champignon forme un manteau autour des racines courtes de l'arbre. De ce manteau partent des hyphes externes ou des cordons mycéliens qui peuvent prospecter le sol jusqu'à plusieurs centimètres ou dizaines de centimètres de la racine. Le mycelium pénètre dans le cortex racinaire, mais reste toujours intercellulaire. Il colonise une ou plusieurs couches de cellules corticales, sans jamais atteindre l'endoderme. Les échanges entre le champignon et l'arbre hôte se font au niveau des hyphes intercellulaires qui forment une structure appelée réseau de Hartig. Les champignons ectomycorhiziens peuvent aussi parfois jouer un rôle dans l'adaptation de l'arbre à certaines caractéristiques du sol comme le calcaire (Lapeyrie, 1990).

Comme dans le cas des mycorhizes VA, le mycobionte ectomycorhizien joue un rôle majeur dans l'alimentation de l'hôte en phosphore ou en éléments peu solubles (Mousain & Salsac, 1982). Il joue en outre un rôle particulièrement important dans l'alimentation en azote de l'arbre (Martin & Botton, 1993) et contribue à l'absorption de l'eau et à son utilisation (Guehl & Garbaye, 1990). Les champignons ectomycorhiziens interfèrent aussi fortement dans le métabolisme hormonal de l'arbre (Gay, 1990). Ils contribuent aussi à la protection phytosanitaire des racines (Marx, 1972).

Inconnues au Paleozoïque, les ectomycorhizes se seraient développées au Crétacé (-140 Ma - Malloch *et al.*, 1980; Pirozynski & Malloch, 1975; Taylor, 1990). Pirozynski souligne que leur répartition dans les deux hémisphères suggère une apparition (même à l'état non mutualiste) avant la fragmentation de la Pangée (vers -150 Ma). L'apparition des ectomycorhizes pourrait être liée à la radiation des Angiospermes, au Crétacé (Berbee & Taylor, 1993; Taylor, 1993b), même si les premiers Angiospermes peuvent être plus anciens (Cleal, 1989). Il y aurait eu substitution des mycobiontes non septés en faveur des Septomycètes, comme nous en avons suggéré l'éventualité dans le cas des lichens et des mycophycobioses. Le changement de spectre de mycobionte pourrait être encore en cours chez certaines familles (Lewis, 1987). En effet, les ectomycorhizes peuvent actuellement coexister avec les endomycorhizes V.A., au sein de plusieurs familles comme exemple les *Salicaceae* ou les *Myrtaceae*. Les deux types de mycorhizes se trouvent sur le même arbre et côte à côte sur une même racine. La substitution, au cours des temps paléontologiques, du partenaire ectomycorhizien [illegible] partenaire endomycorhizien semble avoir été favorisée par certaines conditions écologiques difficile, comme les sols très pauvres ou les climats froids (Malloch *et al.*, 1980).

L'apparition des ectomycorhizes est nettement polyphylétique. La diversité des Spermaphytes, évolutivement éloignés (aussi bien angiospermes que gymnospermes), suggère que les ectomycorhizes sont apparues plusieurs fois (Lewis, 1987, 1991); les Ascomycètes (Tubérales, Pézizales,...) et les divers Basidiomycètes (Agaricales, Aphyllophorales, Astérosporales et divers hypogés rapportés aux Gastéromycètes) impliqués sont également éloignés évolutivement (Lewis, 1973; Malloch, 1987). Les champignons impliqués se rattachent à des groupes de saprophytes (Luttrel, 1974; Lewis, 1973, 1991; Malloch, 1987): le mutualisme serait donc issu dans ce cas du saprophytisme.

Les ectomycorhizes et surtout les endomycorhizes VA peuvent aussi être associées à des procaryotes fixateurs d'azote comme les *Rhizobium* chez les Légumineuses,

les *Frankia* chez un nombre relativement important de familles (*Betulaceae, Myricaceae, Casuarinaceae, Eleagnaceae, Rhamnaceae, Rosaceae, Coriariceae, Datiscaceae,...*) ou les Cyanophytes des *Gunnera* et des *Cycas*.

Certaines Angiospermes montrent des types mycorhiziens particuliers

A côté des ectomycorhizes et des endomycorhizes VA, d'autres types d'associations sont connus chez les Ericales et les *Orchidaceae* en particulier (Smith & Douglas, 1987). Les Ericales possèdent soit des endomycorhizes (dites "éricoïdes"), où le mycobionte forme des pelotons à l'intérieur des cellules corticales de la racine, soit des ectendomycorhizes, où le mycobionte, tout en formant des pelotons, forme un manteau autour des racines (type "arbutoïdes" - Read, 1983; Harley, 1989; Lewis, 1987, 1991). Le mycobionte, ascomycète ou basidiomycète, dérive soit de formes saprophytes, soit de formes parasites: il a néanmoins conservé sa capacité à métaboliser des formes complexes de matière organique (lignine et cellulose). Il peut ainsi contribuer à l'alimentation carbonée de la plante hôte et coloniser des sols mal minéralisés. La faible disponibilité en azote et phosphore minéral de ces sols est compensée par la capacité du mycobionte d'exploiter directement les formes organiques de ces deux éléments. Le mycobionte peut également jouer un rôle de protection de la plante contre un excès de métaux lourds dans les sols (Bradley *et al.*, 1981). De tels milieux se trouvent souvent à des latitudes ou à des altitudes encore plus élevées que celles occupées par les végétaux ectomycorhizés (Lewis, 1987). Lorsque les conditions deviennent encore plus difficiles, des associations éricoïdes cèdent la place aux association lichéniques.

Les *Orchidaceae* ont également développé des stratégies associatives avec des basidiomycètes qui forment des pelotons intracellulaires. Ces pelotons, comme les arbuscules des endomycorhizes VA, ont une durée de vie éphémère et sont rapidement digérés par l'hôte (Hadley, 1975, 1986; Harley & Harley, 1987). Les genres fongiques associés sont par ailleurs connus comme phytopathogènes (*Ceratobasidium, Thanatephorus, Tulasnella, Sebacina,...*). Les mycobiontes des *Orchidaceae* ont également gardé leur capacité à métaboliser la lignine et la cellulose de la matière organique morte. Ils participent donc à l'alimentation carbonée de la plante; la forme de transfert du carbone est en général le tréhalose. Les graines d'*Orchidaceae* sont dépourvues de réserves carbonées. Elles germent en donnant naissance à une structure indifférenciée appelée protocorme, qui est totalement dépendant du mycobionte pour son alimentation carbonée et minérale (Furmann & Trappe, 1971; Hadley, 1986). La plante est initialement mycotrophe. Après différenciation du cormus et développement de la plantule, l'association peut persister: elle se localise alors uniquement dans le système racinaire et est obligatoire pour l'alimentation minérale de la plante. Chez les *Orchidaceae* épiphytes l'association est le plus souvent présente dans les racines aériennes, mais joue semble-t-il un rôle plus mineur.

Les associations des Ericales et des *Orchidaceae* semblent s'être mises en place tardivement (Crétacé ? - voir Lewis, 1987), attestant de la prédisposition des Spermaphytes, comme les Hépatophytes décrites plus haut, à établir des relations avec un partenaire fongique. Il existe d'autres types de mycorhizes à mycobionte septé, moins répandus, comme celles de certaines *Cyperaceae* (Haselwandter & Read, 1982): volon-

tairement, nous nous limitons à esquisser la diversité des mycorhizes (tableau 3), abondemment étudiée par ailleurs (Smith & Douglas, 1987).

De nombreuses associations montrent ▬ dérive vers la mycotrophie stricte

Plus de 400 espèces d'angiospermes sont mycotrophes (Furmann & Trappe, 1971; Hadley, 1986; Leake, 1994), état qui semble être apparu à plusieurs reprises au sein de groupes possédant des mycorhizes. Abondantes en milieux tropicaux, ces plantes partagent diverses caractéristiques, comme leurs habitats ombragés, riches en matière organique, l'absence de parties aériennes développées (Leake, 1994) et leur importante production de graines (Leake, 1994): mais avant tout, elles sont dépourvues de chlorophylles et dépendantes du partenaire fongique pour leur alimentation carbonée (on ▪ même pu les qualifier de "mycoparasites). Signalons que le mycobionte peut assurer le transfert du carbone réduit entre des photobiontes vrais qu'il mycorhize simultanément. Ce processus est décrit pour les ectomycorhizes (Brownlee *et al.,* 1983) comme pour les endomycorhizes (Francis & Read, 1984): il semble ouvrir la voie vers la mycotrophie, dont nous allons voir qu'elle émerge par plusieurs fois chez les Angiospermes.

Chez les dicotylédones, les *Polygalaceae* et certaines *Gentianaceae* (Knöbel & Weber, 1988) sont mycotrophes: ces dernières possèdent des associations de type VA, bien que les arbuscules laissent parfois la place à des pelotons chez les *Gentianaceae* (phénomène décrit même chez des espèces non mycorhiziennes - McGee, 1985). Des dérives vers l'hétérotrophie s'observent chez les Ericales (Read, 1983): les *Pyrolaceae* présentent des ectendomycorhizes et les *Monotropaceae* montrent des associations ectendomycorhiziennes où le champignon forme simultanément un manteau et des suçoirs intracellulaires (type "monotropoïde": Duddridge & Read, 1982). Les mycobiontes des Ericales sont, quant à eux, des ascomycètes et des basidiomycètes.

Chez les Monocotylédones, deux ordres présentent des mycotrophes: les Triuridales (les *Triuridaceae* présenteraient des associations de type VA - Hadley, 1986) et les Orchidales qui comprennent deux grandes familles mycotrophes, les *Burmanniaceae* (à associations VA - Terashita & Kawakami, 1991) et les *Orchidaceae*. Les *Orchidaceae* mycotrophes présentent des basidiomycètes endophytes semblables à ceux des Orchidées autotrophes.

L'apport carboné repose ici sur le partenaire fongique, qui est lui-même saprophyte, ou parasite (voire mutualiste chez les *Monotropaceae*) d'un autre phototrophe. Toutefois, le champignon semble également profiter de l'association, comme en attestent les expériences de croissance *in vitro* en présence d'extrait de la plante-hôte (Björkman, 1960). Ces relations, où le rôle du champignon dans l'apport carboné est "renversé", évoquent fortement celles observées chez certains Hépatophytes et dans les gamétophytes des Ptéridophytes inférieures, également mycotrophes. Dans le cas des Angiospermes, cet état est nettement secondaire dans l'évolution. La tendance à la mycotrophie paraît donc récurrente chez les Archégoniates.

Des mycobiontes systémiques existent chez les Spermaphytes

Les champignons mycorhiziens ne restent pas toujours limités aux racines (Taber & Trappe, 1982), mais les exceptions sont rares. A côté de ces mycobiontes, de

nombreux endophytes existent dans d'autres organes de ces végétaux, dont la description reste à faire (Hawkworth, 1990). En particulier, des associations avec les feuilles ou "mycophylles" seraient anciennes et aussi fréquentes que les mycorhizes (Lewis, 1987, Caroll, 1988).

L'exemple des Ascomycètes (*Clavicipitaceae*) endophytes des *Poaceae* (Graminées) et des *Cyperaceae* est le mieux étudié (Siegel *et al.*, 1987; Clay, 1988 a, b). De telles associations, très fréquentes chez certaines espèces (White, 1987), dérivent probablement de relations parasitaires (Clay, 1988b). Le champignon a bien souvent perdu sa sexualité et se transmet par les propagules de l'hôte qu'il envahit (Siegel *et al.*, 1987). Cette association semble bénéfique à la plante car les alcaloïdes produits par le mycobionte ont un effet toxique et déterrent sur les herbivores. Cependant, la présence du mycobionte serait bénéfique même en l'absence d'herbivores (Siegel *et al.*, 1987).

Dans ce type de mutualisme, comme dans le cas des mycophycobioses étudiées plus haut, le rôle du champignon, qui reste intercellulaire, n'est pas absorptif, et contribue probablement peu à l'adaptation au milieu terrestre. Mais cet exemple souligne bien que la plupart des Spermaphytes sont des organismes essentiellement mutualistes. L'acquisition de nouveaux mycobiontes par les Spermaphytes, semble donc avoir eu lieu plusieurs fois au cours de l'évolution. La transition du parasitisme vers l'endophytisme non pathogène semble pouvoir être simple et rapide. Elle a pu être observée lors de récents travaux, montrant que la mutation d'un seul gène suffit à transformer le pathogène *Colletrichum magna* en un endophyte n'entraînant aucun symptôme (Freemann & Kodergerez, 1993). Si dans ce cas, on ne peut strictement parler de mutualisme, un effet phytosanitaire positif est observé. La tolérance par l'hôte du partenaire fongique, sans dégâts apparents ("parasitisme sans symptomes" au sens de Lewis, 1973) ouvre la voie à la l'établissement du mutualisme.

Il existe quelques familles de Spermaphytes secondairement aposymbiotiques

A l'inverse, certains groupes auraient secondairement perdu toute association mycorhizienne (Tester *et al.*, 1987). Ce sont les familles, d'affinités évolutives variées (*Brassicaceae*, *Cyperaceae*, *Juncaceae*, groupe des *Centrospermae*, mais aussi quelques espèces de *Chenopodiaceae* et *Polygonaceae*) qui ne possèdent plus de mycorhizes. Le passage à l'état aposymbiotique s'est probablement opéré à plusieurs reprises. Les espèces concernées sont pratiquement toutes herbacées, et développent (en compensation ?) un important chevelu racinaire et d'abondants poils absorbants (voir notamment Baylis, 1972 et St John, 1980). Ces végétaux dépourvus de mycorhizes se rencontrent le plus souvent dans des milieux perturbés, où l'alimentation minérale n'est pas limitante.

Pirozynski (1981) considère que l'existence de végétaux libérés de l'association endomycorhizienne atteste paradoxalement de l'ancienneté de celle-ci, et d'une dérive vers des relations facultatives au sein des ectomycorrhiziens. L'évolution du partenaire phototrophe est donc parvenue, au cours des temps géologiques, à lui procurer toutes les adaptations nécessaires à l'homéohydrie en milieu terrestre. Cette stratégie aposymbiotique, bien que moins "coûteuse" parce que ne nécessitant pas d'alimenter un partenaire hétérotrophe, n'a cependant pas réussi à supplanter celle des phototrophes associatifs dans tous les milieux. Affranchi de la nécessité de trouver le partenaire fongique, ces végétaux peuvent par exemple coloniser certains milieux perturbés.

D'éventuels transferts horizontaux de gènes restent à prouver

Certains auteurs suggèrent que des transferts génétiques horizontaux ont pu ou peuvent avoir eu lieu entre les deux partenaires, comme dans le cas des mutualismes endocellulaires (mitochondries, chloroplastes - Margulis, 1993). Ces transferts ont surtout été évoqués dans l'évolution des Angiospermes. Théoriquement, des champignons biotrophes, même parasites, en contact permanent avec les tissus de l'hôte, auraient pu transmettre des gènes à celui-ci (Lamboy, 1984), voire servir de relai pour des transferts à partir d'autres organismes (insectes, par exemple: Pirozynski, 1988, 1991). Ainsi, des gènes impliqués dans la cécidiogénèse seraient devenus des déterminants de la morphogénèse normale de l'hôte, expliquant l'apparition des fleurs (Pirozynski, 1988, 1991). Il n'existe néanmoins aucune preuve moléculaire d'un tel transfert. Bien au contraire, les données actuelles de la biologie du développement des végétaux supérieurs ont permis de confirmer l'universalité des gènes homéotiques, qui rend élégamment compte de la morphogénèse des pluricellulaires sans exiger plus d'hypothèses. Semblablement, l'hypothèse d'un transfert horizontal de gène(s) pour expliquer le comportement des partenaires au sein des lichens (Ahmadjian, 1992) paraît peu fondée.

L'existence de formes filamenteuses (tube pollinique, Angiospermes parasites,...) et de stades hétérotrophes (graine, pollen,...) chez les Spermaphytes conduit Atsatt (1988, 1991) à considérer que les plantes sont des chimères de tissus d'algues et de champignons. Jusqu'ici et à notre connaissance, aucune donnée moléculaire ne va dans le sens de cette hypothèse. De simples évolutions convergentes suffisent à expliquer l'existence de structures filamenteuses.

CONCLUSION: COEVOLUTION AU COURS DE LA COLONISATION DU MILIEU TERRESTRE ?

Au cours de l'évolution des phototrophes, l'apparition d'associations mutualistes avec les champignons est récurrente (tableau 4). Elle a abouti à une grande variété de types d'association, chacun polyphylétique: lichens, mycophycobioses, mycothalles, mycorhizomes et mycorhizes (tableaux 2 et 3). Ces mutualismes prolongent la longue série d'associations symbiotiques qui ont ponctué l'évolution (Le Tacon & Selosse, 1994). Les endosymbioses impliquant des Cyanophytes et conduisant à la mise en place des plastes sont l'exemple d'une autre association entre autotrophes et hétérotrophes dont les conséquences évolutives ont été majeures (Raven, 1987; Margulis, 1993). Les associations champignons-phototrophes semblent constituer une adaptation à une vie terrestre ou sub-terrestre. Le saut évolutif que représente leur mise en place permet notamment d'expliquer la rapidité d'apparition des Archégoniates au Silurien.

Peut-on observer une coévolution au sein de chacun de ces types d'associations ? Il s'agit tout d'abord de définir ce terme, qui peut être large (Pirozynski & Hawksworth, 1988) ou plus étroit (Scannerini & Bonfante-Fasolo, 1989). Une tentative de définition pertinente de la coévolution sort toutefois du cadre de cette revue. On peut se demander, simplement, dans quelle mesure le mycobionte a influé sur le photobionte, et inversement, au cours de longues périodes d'évolution conjointe. La réponse

TABLEAU 4 : Echelle stratigraphique et récapitulation des principaux évènements paléontologiques mentionnés dans le texte (les résultats provenant d'horloges moléculaires ne sont pas mentionnés : Ma = millions d'années).

Ère	Limite / Période	Événements
CENOZO.	QUATERNAIRE	Tous les groupes de végétaux terrestres interagissent avec des mycobiontes.
	1.8 Ma	
	NEOGENE	
	25 Ma	
	PALEOGENE	Premiers lichens fossiles connus
65 Ma		
MESOZOIQUE	CRETACE	Apparition des Anthocérotophytes, diversification des Angiospermes Origine des mycorhizes à mycobionte septés (ectomycorhizes notamment) ?
	140 Ma	
	JURASSIQUE	Début de la dislocation de la Pangée
	200 Ma	
	TRIAS	Arbuscules fossiles sur un préspermaphyte, *Antarcticycas*
230 Ma		
PALEOZOIQUE	PERMIEN	Origine spéculée des lichens
	280 Ma	
	CARBONIFERE	Nombreux Ptéridophytes à mycobiontes non septes Premiers fossiles indiscutables de champignons septés (Septomycètes)
	345 Ma	
	DEVONIEN	Fin du Dévonien : premiers fossiles de Bryophytes au sens strict Début du Dévonien : première flore terrestre diversifiée, dont celle de Rhynie qui présente les premières associations vésiculo-arbusculaires Premiers fossiles de Glomales et de Charophycées
	395 Ma	
	SILURIEN	Fin du Silurien : premiers fossiles d'Hépathophytes Premiers fossiles de Trachéophytes (*Cooksonia*) Premiers fossiles de champignons non septés terrestres
	435 Ma	
	ORDOVICIEN	Premiers débris rapportés à une végétation terrestre (spores, cuticules...)
	500 Ma	
	CAMBRIEN	
570 Ma		
PRECAMBRIEN		Les principaux groupes d'algues existent à la fin du Précambrien Existence de phototrophes terrestres (Cyanophytes ?)

Source : MNHN, Paris

paraît contrastée selon que l'on s'intéresse aux mycobiontes non septés (Glomales) ou aux Septomycètes.

Les associations à vésicules et arbuscules semblent inchangées depuis le Paléozoïque (Dévonien, - 450Ma). La présence du mycobionte non septé a permis la diversification des photobiontes, c'est-à-dire, la radiation évolutive des Archégoniates. Le faible nombre actuel de Glomales indique qu'il n'y a pas eu spéciation conjointe du partenaire fongique. Le mycobionte semble avoir perdu une partie de son patrimoine génétique et être devenu incapable de se développer en l'absence du photobionte, qui supplée aux voies métaboliques fongiques disparues. Cette évolution régressive, qui accompagne fréquemment la biotrophie, s'apparente à celle des plastes qui ont aussi perdu au cours de l'évolution une partie importante de leur génôme. Chez les Glomales, cette simplification s'est probablement produite très rapidement lors de la mise en place de l'association. Elle a eu pour conséquence, avec la dépendance qui en découle et la perte de la sexualité, de limiter toute évolution ultérieure. Cela pourrait notamment expliquer l'absence de spécificité des associations endomycorhiziennes à vésicules et arbuscules. Il y aurait eu évolution des Archégoniates "en présence" du mycobionte, mais sans évolution en retour de celui-ci.

Cet immobilisme a probablement concouru à favoriser l'apparition progressive d'associations entre les Archégoniates et des champignons septés (Septomycètes, tableau 3). C'est ainsi que, chez certaines Hépatophytes, les Ericales, les *Orchidaceae*, et les arbres forestiers, des associations à mycobiontes septés ont pu remplacer les associations primitives, probablement à partir du Crétacé (date d'apparition des Angiospermes, chez qui ces associations sont fréquentes). Le remplacement conduisant aux ectomycorhizes chez les arbres forestiers semble encore en cours, comme le montrent les espèces arborescentes qui présentent les deux types d'association. Ces nouveaux types d'association auraient permis aux photobiontes de coloniser des milieux plus difficiles: sols riches en matière organique qu'exploitent les mycobiontes, ou sols minéraux particulièrement pauvres où les mycobiontes ont accès à des formes minérales peu ou pas solubles.

Les mycobiontes septés ont, quant à eux, conservé leur sexualité et leurs potentialités génétiques - ils peuvent d'ailleurs pour la plupart être cultivés en l'absence de la plante hôte. Cette plasticité génétique explique peut-être une opposition remarquable: les forêts ectomycorhizées (tempérées caducifoliées ou non, tropicales à *Dipterocarpaceae*, *Cesalpinaceae* ou *Eucalyptus*) montrent une diversité réduite d'essences ligneuses associée à une forte diversité d'ectomycorhiziens, tandis que les forêts tropicales endomycorhizées comportent une grande variété d'essences associées à un cortège endomycorhizien paucispécifique (Malloch *et al.*, 1980; Durrieu, 1993). L'adaptation aux conditions stationnelles serait essentiellement réalisée par le mycobionte, qui conserve sa plasticité dans le premier cas.

La conservation de la sexualité autorise également une coévolution avec la plante hôte, comme en témoigne l'émergence de mycobiontes spécifiques. La plupart des genres ligneux à ectomycorhizes possèdent ainsi des mycobiontes spécifiques: *Suillus grevillei*, par exemple, est strictement inféodé au genre *Larix*. La spécificité ne concerne toutefois que le mycobionte, et l'arbre s'associe toujours à un grand nombre de partenaires fongiques, qui lui confèrent d'ailleurs une capacité d'adaptation accrue. La coévolution se produit au sein d'ordres ou de genres de photobiontes, mais, à des

échelons supérieurs, les mycobiontes semblent se transférer d'un groupe systématique à l'autre. Les ectomycorhiziens sont communs à des familles de Gymnospermes et d'Angiospermes; les ascomycètes endomycorhiziens sont communs aux Ericales et à certaines Hépatophytes (Duckett & Read, 1995); les basidiomycètes endomycorhiziens sont peut-être communs aux *Orchidaceae* et à certaines Hépatophytes. Il y a là, dans la mesure où ces organismes coexistent souvent dans les mêmes écosystèmes, une possible transmission horizontale, et l'on est tenté de parler de "contagion écologique" selon le terme de Durrieu, 1993.

Chez les lichens, un remplacement des Glomales par les Septomycètes pourrait s'être produit. En effet, les premiers lichens ont pu impliquer des mycobiontes non septés, comme l'actuel *Geosiphon piriforme*, Glomale associé à des Cyanophytes. On peut émettre l'hypothèse que les mycobiontes primitifs auraient été remplacés (écologiquement, ou dans les associations elles-mêmes) par des Ascomycètes ou des Basidiomycètes. Chez les lichens actuels, l'existence d'une coévolution entre les partenaires reste à déterminer. La mise en place de structures communes (Honegger, 1993) et la rareté des photobiontes à l'état aposymbiotique suggèrent toutefois une coévolution, même s'il n'y a pas de grande spécificité dans l'association. A l'inverse de leurs photobiontes, les mycobiontes septés pourraient avoir subi une radiation, suite à l'émergence de l'état lichénique (Gargas *et al.*, 1995).

La variété des associations existantes permet donc l'adaptation à tous les milieux terrestres susceptibles d'être colonisés, soit par évolution du photobionte ou du mycobionte, soit par coévolution des deux partenaires. L'universalité de ces associations mutualistes reste souvent ignorée des physiologistes, qui ont souvent tendance à étudier les phototrophes terrestres sans tenir compte de la présence de partenaires fongiques. C'est pourtant une donnée majeure de la physiologie et de l'évolution de ces organismes.

REMERCIEMENTS - Ce travail doit beaucoup aux documents et aux informations fournis par A. Bellemere, B. Boullard, J. Dexheimer, J.G. Duckett, R. Honegger, M. Kluge, J. Kohlmeyer, F. Oberwinkler, E. Schmid et C. Van Haluwyn. Il a également profité des observations constructives d'un relecteur anonyme. Que tous soient chaleureusement remerciés de leur contribution, ainsi que toute l'équipe du Laboratoire de Microbiologie Forestière de l'INRA à Nancy pour son soutien.

BIBLIOGRAPHIE

AHMADJIAN V., 1967 - A guide to algae occuring as lichen symbionts: isolation, culture, cultural physiology and identification. *Phycologia*, 6 (2/3): 127-160.

AHMADJIAN V., 1992 - Basic mechanisms of signal exchange, recognition and regulation in lichens. *In* Algae and symbiosis: plants, animals, fungi, viruses, interactions explored, Reisser W. ed., Biopress Ltd, Bristol. Pp. 673-697.

ATSTATT P.R., 1988 - Are vascular plants "inside-out" lichens ? *Ecology*, 69: 17-23.

ATSTATT P.R., 1991 - Fungi and the origine of land plants. *In* Symbiosis as ■ evolutionary innovation in speciation and morphogenesis, L. Margulis et R. Fester ed., Massachusetts Institute of Technology Press, Cambridge, Mass., U.S.A. Pp. 301-315.

BARGHOORN E.S. and TYLER S.A., 1965 - Microorganisms from the Gunflint Chert. *Science*, 147: 563-577.

BAYLIS, G.T.S., 1972 - Fungi, phosphorus and the evolution of root systems. *Search*, 3(7): 257-258.

BERBEE M.L. and TAYLOR J.W., 1993 - Dating the radiations of the true fungi. *Can. J. Bot.*, 71: 1114-1127.

BERCH S.M. and KENDRICK B., 1982 - Vesicular-arbuscular mycorrhizae of Southern Ontario ferns and ferns-allies. *Mycologia*, 74(5): 769-776.

BIERHORST D.W., 1953 - Structure and developpement of the gametophyte of *Psilotum nudum*. *Am. J. Bot.*, 40: 649-658.

BJÖRKMAN E., 1960. *Monotropa hypopitys* L. - an epiparasite on tree roots. *Physiol. Plant.*, 13: 308-327.

BOULLARD B., 1979 - Considérations sur la symbiose fongique chez les Ptéridophytes. *Syllogeus*, 19: 1-58.

BOULLARD B., 1988 - Observations on the coevolution of fungi with hepatics. *In* Coevolution of fungi with plants and animals, K.A. Pirozynski et D.L. Hawksworth ed., Academic Press, Londres. Pp. 107-124.

BOULLARD B. et LEMOIGNE Y., 1971 - Les champignons endophytes du *Rhynia Gwynne-Vaughanii*: étude morphologique et déductions sur leur biologie. *Le Botaniste*, ser. LIV (1-6): 49-89.

BOUREAU E., LEJAL-NICOL A. et MASSA D., 1978 - A propos du Silurien et du Dévonien en Lybie. Il faut reporter au Silurien la date d'apparition des plantes vasculaires. *C. R. Acad. Sci.*, ser. D, 286: 1567-1571.

BRADLEY R., BURT A.J. and READ D.J., 1981 - Mycorrhizal infection and resistance to heavy metal toxicity in *Calluna vulgaris*. *Nature*, 292: 335-337.

BRODO I.M., 1976 - *Lichenes canadenses exsiccati*: fascicle II. *The Bryologist*, 79: 385-405.

BROWNLEE C., DUDDRIDGE J.A., MALIBARI A. and READ D.J., 1983 - The structure and function of mycelial systems of ectomycorrhizal roots with special reference to their role in forming inter-plant connections and providing pathways for assimilate and water transport. *Plant and Soil*, 71: 433-443.

BURGESS N.D. and EDWARDS F.L.S., 1988 - A new palaeozoic plant closely allied to *Prototaxites* Dawson. *Bot. J. Linn. Soc.*, 97: 189-203.

CAIN, R. F., 1972 - Evolution of fungi. *Mycologia*, 64: 1-14.

CAROLL G., 1988 - Fungal endophytes in stems and leaves: from latent pathogen to mutualistic symbiont. *Ecology*, 69: 2-9.

CARRE C.G. and HARRISON R.W., 1961 - Studies on vesicular-arbuscular endophytes III - an endophyte of *Conocephalum conicum* (L.) Dum. identified with a strain of *Pythium*. *Trans. Brit. mycol. Soc.*, 44 (4): 565-572.

CAVALIER-SMITH T., 1987 - The origin of fungi and pseudofungi. *In* Evolutionary biology of the fungi, Rayner A.D.M., Brasier C.M. et Moore D.M. ed., Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 339-354.

CHADEFAUD M., 1972 - Sur les cycles des Champignons comparés à ceux des Algues. *In* Colloque sur les lichens et la symbiose lichénique. Mém. Soc. Bot. France. Pp. 79-111.

CHURCH A.H., 1921a - The lichens as transmigrant. *Journal of Botany*, (Londres), 59: 7-13.

CHURCH A.H., 1921b - The lichens as transmigrant. *Journal of Botany*, (Londres), 59: 40-46.

CLAY K., 1988a - Fungal endophytes of grasses: a defensive mutualism between plants and fungi. *Ecology*, 69: 10-16.

CLAY K., 1988b - Clavicipitaceous fungal endophytes of grasses: coevolution and the change from parasitism to mutualism. *In* Coevolution of fungi with plants and animals, K.A. Pirozynski et D.L. Hawksworth ed., Academic Press, Londres. Pp. 79-105.

CLEAL C.J., 1989 - Evolution in hidden forest. *Nature*, 339: 16.

CONWAY MORRIS S. and ROBINSON R.A., 1988 - More soft-bodied animals and algae from the middle cambrian of Utah and British Columbia. The University of Kansas Paleontological Contributions, paper 122. Pp. 1-48.

COOPER K.M., 1976 - A field survey of mycorrhizas in New Zealand ferns. *New Zeal. Journ. Bot.*, 14: 169-181.

COOPER K.M., 1977 - Endomycorrhizas affect growth of *Dryopteris filix-mas. Trans. Brit. mycol. Soc.* 69(1): 161-164.

CRANDALL-STOTLER B., 1986 - Morphogenesis, developmental anatomy and bryophyte phylogenetics: contraindications of monophyly. *J. Bryol.*, 14: 1-23

CRIDLAND A.A., 1962 - The fungi in cordaitean rootlets. *Mycologia*, 54: 230-234.

DEHNE H.W., 1982 - Interaction between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and plant pathogens. *Phytopathol.*, 72(8): 1115-1119.

DEMOULIN V., 1974 - The origin of Ascomycetes and Basidiomycetes. The case for a red algal ancestry. *Bot. Rev.*, 40: 315-345.

DEMOULIN V., 1985 - The red alga-higher fungi phylogenetic link: the last ten years. *Biosystems*, 18: 347-356.

DENISON W.C. and CARROLL G.C., 1966 - The primitive ascomycete: a new look at an old problem. *Mycologia*, 58: 249-269.

DUCKETT J.G. and CLYMO R.S., 1988 - Regeneration of bog liverworts. *New Phytol.*, 110: 119-127.

DUCKETT J.G. and LIGRONE R., 1992 - A light and electron microscope study of the fungal endophytes in the sporophyte and gametophyte of *Lycopodium cernuum* with observations on the gametophyte-sporophyte junction. *Can. J. Bot.*, 70: 58-72.

DUCKETT J.G. and READ D.J., 1991 - The use of the fluorescent dye, 3,3' dihexyloxacarbocyanine iodide, for selective staining of ascomycetes fungi associated with liverwort rhizoids and ericoid mycorrhizal roots. *New Phytol.*, 118: 259-272.

DUCKETT J.G. and READ D.J., 1995 - Ericoid mycorrhizas and rhizoid-ascomycete associations in liverwort share the same mycobiont: isolation of the partners and resynthesis of the associations *in vitro*. *New Phytol.*, 118: 439-447.

DUCKETT J.G. and RENZAGLIA K.S., 1988 - Symbiotic ascomycetes associated with the rhizoids of jungermannialian hepatics. *Am. J. Bot.*, 75: 2.

DUCKETT J.G., RENZAGLIA K.S. and PELL. K., 1991 - A light and electron microscope study of the rhizoid-ascomycete associations and flagelliform axes in british hepatics with observations on the effects of the fungi on host morphology. *New Phytol.*, 118: 233-257.

DUCKETT J.G., RENZAGLIA K.S., PELL. K. and RUSSEL A., 1989 - The biology of underground organs in the Jungermanniales. *Bull. Brit. Bryol. Soc.*, 53: 19-21.

DUDDRIDGE J.A. and READ D.J., 1982 - An ultrastructural analysis of the development of mycorrhizas in *Monotropa hypopitys* L. *New Phytol.*, 92: 203-214.

DURRIEU G., 193 - Ecologie des champignons.Masson, Paris. 207 p.

EDWARDS D.S., 1986 - *Aglaophyton major*, a non-vascular land-plant from the devonian Rhynie chert. *Bot. J. Linn. Soc.*, 93: 173-204.

EDWARDS D., DUCKETT J.G. and RICHARDSON J.B., 1995 - Hepatic characters in the earliest land plant. *Nature*, 374: 635-636.

EDWARDS D., FANNING U. and RICHARDSON J.B., 1986 - Stomata and sterome in early land plants. *Nature*, 323: 438-440.

EDWARDS D. and FANNING U., 1985 - Evolution and environment in the late Silurian - early Devonian: the rise of pteridophytes. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, ser. B, 309: 147-165.

EDWARDS D.S. and LYON A.G., 1983 - Algae from the Rhynie Chert. *Bot. J. Linn. Soc.*, 86: 37-55.

ENSMINGER P.A., 1993 - Control of development in plants and fungi by far-UV radiation. *Physiol. Plant.*, 88: 501-508.

ERIKSSON O.E., 1981 - The families of bitunicate ascomycetes. *Opera Botanica*, 60: 1-220.

ERWIN D.H., 1994 - The permo-triassic extinction. *Nature*, 367: 231-236.

FRANCIS R. and READ D.J., 1984 - Direct transfert of carbon between plants connected by vesicular-arbuscular mycorrhizal mycelium. *Nature*, 307: 53-56.

FREDERICK S.E., GRUBER P.J. and TOLBERT N.E., 1973 - The occurence of glycolate dehydrogenase and glycolate oxidase in green plants. *Plant Physiol.*, 52: 318-323.

FREEBERG J.A., 1962 - *Lycopodium* prothalli and their endophytic fungi as studied *in vitro*. *Am. J. Bot.*, 49: 530-535.

FREEBERG J.A. and WETMORE R.H., 1957 - Gametophytes of *Lycopodium* as grown *in vitro*. *Phytomorphology*, 7(2): 204-217.

FREEMANN S. and RODRIGUEZ R.J., 1993 - Genetic conversion of a fungal plant pathogen to a nonpathogenic, endophytic mutualist. *Science*, 260: 75-78.

FRIEDMANN E.I., 1982 - Endolithic microorganismes in the antarctic cold desert. *Science*, 215: 1045-1053.

FRIES L., 1988 - *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyta) in axenic culture and its response to the endophytic fungus *Mycosphaerella ascophylli* and epiphytic bacteria. *J. Phycol.*, 24: 333-337.

FRIES N., 1979 - Physiological characteristics of *Mycosphaerella ascophylli*, ■ fungal endophyte of the marine brown alga *Ascophyllum nodosum*. *Physiol. Plant.*, 45: 117-121.

FRIES N., 1980 - Chemical factors affecting ascospore germination and mycelium development in *Mycosphaerella ascophylli* Cotton. *Bot. Mar.*, : 623-628.

FURMAN T.E. and TRAPPE J.M., 1971 - Phylogeny and ecology of mycotrophic achlorophyllous angiosperms. *Quart. Rev. Biol.*, 46: 219-225.

GARBARY D.J. and GAUTAM A., 1989 - The *Ascophyllum, Polysiphonia, Mycosphaerella* symbiosis - I. Population ecology of *Mycosphaerella* from Nova Scotia. *Bot. Mar.*, 32: 181-186.

GARGAS A., DEPRIEST P.T., GRUBE M. and TEHLER A., 1995 - Multiple origins of lichen symbioses in fungi suggested by SSU rDNA phylogeny. *Science*, 268: 1492-1495.

GARTNER G., 1992 - Taxonomy of symbiotic eukaryotic algae. *In* Algae and symbiosis: plants, animals, fungi, viruses, interactions explored, Reisser W. ed., Biopress Ltd, Bristol. Pp. 325-338.

GAY G., 1990 - Effect of the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma hiemale* on adventitious root formation in derooted *Pinus halepensis* shoot hypocotyls. *Can. J. Bot.* 68: 1265-1270.

GIANINAZZI-PEARSON V. and GIANINAZZI S., 1983 - The physiology of vesicular-arbuscular mycrrohizal roots. *Plant and Soil*, 71: 197-209.

GRAHAM L.E., DELWICHE C.F. and MISHLER B.D., 1991 - Phylogenetic connections between the "Green Algae" and the "Bryophytes". *Adv. Bryol.*, 4: 213-244.

GRAY J., 1985 - The microfossil record of early land plants: advances in understanding of early terrestrialization, 1970-1984. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, ser. B, 309: 167-195.

GRAY J and BOUCOT A.J., 1979 - The devonian plant *Protosalvinia*. *Lethaia*, 12: 57-63.

GUEHL J.M. and GARBAYE J., 1990 - The effect of ectomycorrhizal status on carbon dioxide assimilation capacity, water-use efficiency and response to transplanting in seedlings of *Pseudo-Tsuga menziesii* (Mirb) Franco. *Ann. Sci. For.*, 21: 551-563.

HADLEY G., 1975 - Organization and fine structure of orchid mycorrhiza. *In* Endomycorrhizas, Sanders F.E., Mosse B; et Tincker P.B., Academic Press, Londres et New-York. Pp. 335-351.

HADLEY G., 1986 - Mycorrhizas of heterotrophic plants. *In* Physiological and genetical aspects of mycorrhizae, V. Gianinazzi-Pearson et S. Gianinazzi ed., INRA Paris. Pp. 815-819.

HALLBAUER D.K., JAHNS H.M. and BELTMAN H.A., 1977 - Morphological and anatomical observations on some Precambrian plants from the Witwatersrand, South Africa. *Geol. Rundschau*, 66: 477-491.

HARLEY J.L., 1989 - The significance of mycorrhiza. *Mycol. Res.*, 92(2): 129-139.

HARLEY J.L. and HARLEY E.L., 1987 - A check-list of mycorrhiza in the british flora. *New Phytol.* (suppl.), 105: 1-102.

HASELWANDTER H. and READ D.J., 1982 - The significance of a root-fungus association in two carex species of high-alpine plant communities. *Oecologia*, 53: 352-354.

HAWKES M.W., 1983 - Anatomy of *Apophlaea sinclarii* - an enigmatic red alga endemic to New Zealand. *Jap. J. Phycol.* (Sôrui), 31: 55-64.

HAWKSWORTH D.L., 1987 - Observations on three algicolous microfungi. *Notes from the Royal Botanical Garden Edinburgh*, 44: 549-560.

HAWKSWORTH D.L., 1988a - Coevolution of fungi with algae and cyanobacteria in lichen symbioses. *In* Coevolution of fungi with plants and animals, K.A. Pirozynski et D.L. Hawksworth ed., Academic Press, Londres. Pp. 125-148.

HAWKSWORTH, D.L., 1988b - The variety of fungal-algal symbioses, their evolutionary significance, and the nature of lichens. *Bot. J. Lin. Soc.*, 96: 3-20.

HAWKSWORTH, D.L., 1990 - The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance and conservation. *Mycol. Res.*, 95(6): 641-655.

HAYMAN D.S., 1983 - The physiology of vesicular-arbuscular endomycorrhizal symbiosis. *Can. J. Bot.*, 61: 944-963.

HEPDEN P.M., 1960 - Studies on vesicular-arbuscular endophytes II: endophytes in the Pteridophyta with special reference to leptosporangiate ferns. *Trans. Brit. myc. Soc.*, 43: 559-570.

HOLLOWAY J.E., 1917 - The protothallus and young plant of *Tmesipteris*. *Trans. New Zeal. Inst.*, 50: 1-44.

HONEGGER R., 1991 - Fungal evolution: symbiosis and morphogenesis. *In* Symbiosis as a evolutionary innovation in speciation and morphogenesis, L. Margulis et R. Fester ed. Massachusetts Institute of Technology Press, Cambridge, Mass., U.S.A. Pp. 319-340.

HONEGGER R., 1993 - Developmental biology of lichens. *New Phytol.*, 125: 659-678.

HORODYSKI R.J. and KNAUTH L.P., 1994 - Life on land in the Precambrian. *Science*, 263: 494-498.

JEFFREY C., 1962 - The origin and differentiation of the Archegoniate land-plants. *Bot. Not.*, 115: 446-454.

KENDRICK B., 1991 - Fungal symbioses and evolutionary innovations. *In* Symbiosis ■ a evolutionary innovation in speciation and morphogenesis, L. Margulis et R. Fester ed. Massachusetts Institute of Technology Press, Cambridge, Mass., U.S.A. Pp. 249-261.

KHAN A.G. and BELIK M., 1995 - Occurence and ecological significance of mycorhizal symbiosis in aquatic plants. *In* Mycorrhiza, A. Varma et ■. Hock ed., Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Pp. 627-666.

KIDSTON R. and LANG H.W., 1921 - On old red sandstone plants showing structure, from the Rhynie Chert bed, Aberdeenshire. *Trans. R. Soc.* (Edinburgh), 52: 855-902.

KINGHAM D.L. and EVANS L.V., 1986 - The *Pelvetia-Mycosphaerella* interrelationship. *In* The biology of marine fungi, S.T. Moss ed., Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 177-187.

KLUGE M., MOLLENHAUER D. and MOLLENHAUER R., 1991 - Photosynthetic carbon assimilation in *Geosiphon pyriforme* (Kützing) F.v. Wettstein, an endosymbiotic association of fungus and cyanobacterium. *Planta*, 185: 311-315.

KLUGE M., MOLLENHAUER D., MOLLENHAUER R. and KAPE R., 1992 - *Geosiphon pyriforme*, an endosymbiotic consortium of a fungus and ■ cyanobacterium (Nostoc) fixes nitrogen. *Bot. Acta*, 105: 343-344.

KNÖBEL von M. and WEBER H.C., 1988 - Observations on mycorrhizae of *Gentiana verna* L. and *Voyria truncata* (Stand.) Stand. and Stey. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, 63: 463-477.

KNOLL A., 1992 - The early evolution of eucaryotes: a geological perspective. *Science*, 256: 622-627.

KOBLUK D.R. and JAMES N.P., 1979 - Cavity-dwelling organisms in lower-Cambrian patch reefs from southern Labrador. *Lethaia*, 12: 193-218.

KOHLMEYER J., 1975 - New clues to the possible origin of Ascomycetes. *BioScience*, 25: 86-93.

KOHLMEYER J. and DEMOULIN V., 1981 - Parasitic and symbiotic fungi on marine algae. *Bot. Mar.*, 24: 9-18.

KOHLMEYER J. and HAWKES M.W., 1983 - A suspected case of mycophycobiosis between *Mycosphaerella apophleae* (Ascomycetes) and *Apophlaea* spp. (Rhodophyta). *J. Phycol.*, 19, 257-260.

KOHLMEYER J. and KOHLMEYER E., 1972 - Is *Ascophyllum nodosum* lichenised? *Bot. Mar.*, 15, 109-112.

KOHLMEYER J. and KOHLMEYER E., 1979 - Marine mycology: the higher fungi. Academic Press, New-York. 541 p.

KOHLMEYER J. and VOLKMANN-KOHLMEYER B., 1991 - Illustrated key to the filamentous higher marine fungi. *Bot. Mar.*, 34, 1-61.

KOSKE R.E., FRIESE C.F., OLEXIA P.D. and HAUKE R.L., 1985 - Vesicular-arbuscular mycorrhizas in *Equisetum. Trans. Br. mycol. Soc.*, 85(2): 350-353.

KRASSILOV V., 1981 - Orestovia and the origin of vascular plants. *Lethaia*, 14: 235-250.

KRASSILOV V.A. and SCHUSTER R.M., 1983 - Paleozoic and mesozoic fossils. *In* New Manual of Bryology, vol. 2, R.M. Schuster ed., Hattori Bot. Lab., Nichinan, Japon. Pp. 1170-1193.

LAMBOY W.F., 1984 - Evolution of flowering plants by fungus-to-host horizontal gene transfert. *Evolutionary Theory*, 7: 45-51.

LAPEYRIE F., 1988 - Oxalate synthesis from soil bicarbonate by the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus. Plant and Soil*, 110: 3-8.

LAPEYRIE F., 1990 - The role of ectomycorrhizal fungi in calcareous soil tolerance by "symbiocalcicole" woody plants. *Ann. Sci. For.*, 21: 579-589.

LAPEYRIE F., RANGER J. and VAIRELLES D., 1991 - Phosphate solubilizing activities of ectomycorrhizal fungi in vitro. *C. J. Bot.*, 69: 342-346.

LAWREY J.D., 1986 - Biological role of lichen substances. *Bryologist*, 89(2): 111-122.

LEAKE J.R., 1994 - The biology of myco-heterotrophic ('saprophytic') plants. *New Phytol.*, 127: 171-216.

LEMOIGNE Y., 1968 - Les genres *Rhynia* Kidston et Lang du Dévonien et *Psilotum* actuel appartiennent-ils au même phylum ? *Bull. Soc. bot. Fr.*, 115: 425-440.

LEWIS D.H., 1973 - Concepts in fungal nutrition and the origin of biotrophy. *Biol. Rev.*, 48: 261-278.

LEWIS D.H., 1987 - Evolutionnary aspects of mutualistic associations betwen fungi and photosynthetic organisms. *In* Evolutionary biology of the fungi, Rayner A.D.M., Brasier C.M. et Moore D.M. ed., Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 161-178.

LEWIS D.H., 1991 - Mutualistic symbioses in the origin and evolution of land plants. *In* Symbiosis as a evolutionary innovation in speciation and morphogenesis, L. Margulis et R. Fester ed., Massachusetts Institute of Technology Press, Cambridge, Mass., U.S.A. Pp. 288-300.

LE TACON F. and SELOSSE M.-A., 1994 - La place des symbioses mycorhiziennes dans l'évolution et la colonisation des continents par la vie. *Act. bot. Gallica*, 141(4): 1-15.

LIGRONE R., 1988 - Ultrastructure of a fungal endophyte in *Phaeoceros laevis* (L.) Prosk. (Anthocerotophyta). *Bot. Gaz.*, 149 (1): 92-100.

LIGRONE R. and LOPES C., 1989 - Cytology and development of a mycorrhiza-like infection in the gametophyte of *Conocephalum conicum* (L.) Dum. (Marchantiales, Hepatophyta). *New Phytol.*, 111: 423-433.

LIGRONE R., POCOCK K. and DUCKETT J.G., 1993 - A comparative ultrastructural study of endophytic basidiomycetes in the parasitic achlorophyllous hepatic *Cryptothallus mirabilis* and the closely allie photosynthetic species *Aneura pinguis* (Metzgeriales). *Can. J. Bot.*, 71: 666-679.

LUTTRELL E.S., 1974 - Parasitism of fungi on vascular plants. *Mycologia*, 66: 1-15.

MALLOCH D.W., 1987 - The evolution of mycorrhizae. *Can. J. Plant Pathol.*, 9: 398-402.

MALLOCH D.W., PIROZYNSKI K.A. and RAVEN P.H., 1980 - Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants (a review). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 77: 2113-2118.

MANHART J.R. and PALMER J.D., 1990 - The gain of two chloroplast tRNA introns marks the green algal ancestors of land plants. *Nature*, 345: 268-270.

MARGULIS L., 1993 - Symbiosis in cell evolution. Ed. 2. Freemar, San Francisco. 452 p.

MARTIN F. and BOTTON B., 1993 - Nitrogen metabolism of ectomycorrhizal fungi and ectomycorrhiza. *In* Advances in Plant Pathology, D. S. Ingram et P. H. Williams ed., vol. 9: Mycorrhiza synthesis, I.C. Tommerup ed., Academic Press. Pp. 83-102.

MARX D.H., 1972 - Ectomycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 10: 429-454.

McGEE P.A., 1985 - The leack of spread of endomycorrhizas of *Centaurium* (*Gentianaceae*). *New Phytol.*, 101: 451-458.

MISHLER B.D. and CHURCHILL S.P., 1985 - Transition to a land flora: phylogenetic relationships of the Green Algae and Bryophytes. *Cladistics*, 1(4): 305-328.

MOLLENHAUER D., 1992 -*Geosiphon pyriforme. In* Algae and symbiosis: plants, animals, fungi, viruses, interactions explored, Reisser W. ed., Biopress Ltd, Bristol. Pp. 339-351.

MOLLENHAUER D. and KLUGE M., 1994 - *Geosiphon pyriforme. Endocytobiosis & Cell Res.*, 10: 29-34.

MOSSE B., 1973 - Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhiza. *An. Rev. Phytopath.*, 11:171-196.

MOUSAIN D. et SALSAC L., 1982 - Nutrition phosphatée et activités phosphatases acides des symbiotes ectomycorhiziens cultivés isolément ou en association. *In* Les mycorhizes: biologie et utilisation, S. Gianinazzi ed., INRA Paris. Pp. 87-100.

NICOLSON T.H., 1967 - Vesicular-arbuscular mycorrhiza - a universal plant symbiosis. *Sci. Prog.* (Oxford), 55: 561-581.

PARKE J.L. and LINDEMAN R.G., 1980 - Association of vesicular-arbuscular mycorrizal fungi with the moss *Funaria hygrometrica. Can. J. Bot.*, 58: 1898-1904.

PEARSON V. and TINKER P.B., 1975 - Measurement of phosphorus fluxes in the external hyphae of endomycorrhizas. *In* Endomycorrhizas. Ed. F. E. Sanders, B. Mosse and P.B. Tinker. Academic Press, Londres et New-York. Pp. 277-287.

PETERSON R.L., HOWARTH M.J. and WHITTIER D.P., 1981 - Interactions between a fungal endophyte and gametophyte cells in *Psilotum nudum. Can J. Bot.*, 59: 711-720.

PIROZYNSKI K.A., 1976 - Fossil fungi. *An. Rev. Pl. Pathol.*, 14: 237-246.

PIROZYNSKI K.A., 1981 - Interactions between fungi and plants through the ages. *Can. J. Bot.*, 59: 1824-1827.

PIROZYNSKI K.A. 1988 - Coevolution by horizontal gene transfert: a speculation on the role of fungi. *In* Coevolution of fungi with plants and animals, K.A. Pirozynski et D.L. Hawksworth ed., Academic Press, Londres. Pp. 247-268.

PIROZYNSKI K.A., 1991 - Gall, flowers, fruits and fungi. *In* Symbiosis as a evolutionary innovation in speciation and morphogenesis, L. Margulis et R. Fester ed. Massachusetts Institute of Technology Press, Cambridge, Mass. U.S.A. Pp. 364-380.

PIROZYNSKI K.A. and DALPE Y., 1989 - Geological history of the *glomaceae* with particular reference to mycorrhizal symbiosis. *Symbiosis*, 7: 1-36.

PIROZYNSKI K.A. and HAWKSWORTH D.L. 1988 - Coevolution of fungi with plants and animals: introduction and overview. *In* Coevolution of fungi with plants and animals, K.A. Pirozynski et D.L. Hawksworth ed., Academic Press, Londres. Pp. 1-30.

PIROZYNSKI K.A. and MALLOCH D.W., 1975 - The origin of land plants: a matter of mycotrophism. *Biosystems*, 6: 153-164

POCOCK K. and DUCKETT J.G., 1984 - A comparative ultrastructural analysis of the fungal endophytes in *Cryptothallus mirabilis* Malm. and other british thalloid hepatics. *J. Bryol.*, 13: 227-233.

POCOCK K. and DUCKETT J.G., 1985a - Fungi in hepatics. *Bryol. Times*, 31: 2-3.

POCOCK K. and DUCKETT J.G., 1985b - On the occurence of branched and swollen rhizoids in british hepatics: their relationships with the substratum and associations with fungi. *New Phytol.*, 99: 281-304.

POCOCK K. and DUCKETT J.G., 1985c - The alternative mycorrhizas: fungi and hepatics. *Bull. Br. Bryol. Soc.*, 45: 10-11.

POELT J. und MAYRHOFER H., 1988 - Uber Cyanotrophie bei Flechten. *Pl. Syst. Evol.*, 158: 265-281.

PRATT L.M., PHILLIPS T.L. and DENNISON J.M., 1978 - Evidence of non-vascular land plants from the early Silurian (Llandoverian) of Virginia, U.S.A. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 25: 121-149.

RAVEN J.A., 1977 - The evolution of vascular land plants in relation to supracellular transport processes. *Adv. Bot. Res.*, 5: 153-219.

RAVEN J.A., 1987 - Biochemistry, biophysics and physiology of chlorophyll b-containing algae: implications for taxonomy and phylogeny. *Progr. Phycol. Res.*, 5: 1-122.

READ D.J., 1983 - The biology of mycorrhiza in the Ericales. *Can. J. Bot.*, 61: 985-1004.

REMY W., TAYLOR T.N., HASS H. and KERP H., 1994 - Four-hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 91: 11841-11843.

RETTALLACK G.J., 1981 - Fossil soils: indicators of ancient terrestrial environnements. *In* Paleobotany, paleoecology and evolution, vol. 1, K.J. Niklas ed., Praeger Publisher New-York. Pp. 55-102.

SCANNERINI S. and BONFANTE-FASOLO P., 1989 - Plants and mycorrhizal fungi: coevolution or not coevolution ? *In* Endocytobiology IV, P. Nardon, V. Gianinazzi-Pearson, A.M. Grenier, L. Margulis et D.C. Smith ed., INRA Presse, Paris. Pp. 77-82.

SCHATZ S., 1980 - Taxonomic revision of two Pyrenomycetes associated with littoral-marine green algae. *Mycologia*, 72: 110-117.

SCHMID R., 1976 - Septal pores in *Prototaxites*, an enigmatic devonian plant. *Science*, 191: 287-288.

SCHMID E. and OBERWINKLER F., 1993 - Mycorrhiza-like interaction between the achlorophyllous gametophyte of *Lycopodium clavatum* L. and its fungal endophyte studied by light and electron microscopy. *New Phytol.*, 124: 69-81.

SCHÖNBECK. F. 1979 - Endomycorrhiza in relation to plant disease. *In* Soil Borne Pathogens. B. Chippers ■ W. Gams ed., Academic Press, Londres. Pp. 271-280.

SCHOPF J.W., 1970 - Precambrian micro-organisms and evolutionary events prior to the origin of vascular plants. *Biol. Rev.*, 45: 319-352.

SCHOPF J.W. and BARGHOORN E.S., 1969 - Micro-organisms from the late Precambrian of South Australia. *J. Paleontol.*, 43: 111-118.

SCHOPF J.W., FORD T.D. and BREED W.J., 1973 - Micro-organims from the late Precambrian of the Grand Canyon, Arizona. *Science*, 179: 1319-1321.

SCHUSSLER A., MOLLENHAUER D., SCHNEPF E. and KLUGE M., 1994 - *Geosiphon pyriforme*, an endosymbiotic association of fungus and cyanobacteria: the spore structure resembles that of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. *Bot. Acta*, 107: 36-45.

SCHUSTER R.M., 1981 - Paleoecology, origin, distribution through time and evolution of Hepaticae and Anthocerotae. *In* Paleobotany, paleoecology and evolution, vol. 2, K.J. Niklas ed., Praeger, New York. Pp. 129-191.

SHERWOOD-PIKE M.A. and GRAY J., 1985 - Silurian fungal remains: probable records of the class ascomycetes. *Lethaia*, 18: 1-20.

SIEGEL M.R., LATCH G.C.M. and JOHNSON M.C., 1987 - Fungal endophytes of grasses. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 25: 293-315.

SIPMAN H.J.M., 1983 - A monograph of the lichen family *Megalospraceae*. *Bibliotheca Lichenologica*, 18: 1-241.

SIMON L., BOUSQUET J., LEVESQUE R.C. and LALONDE M., 1993 - Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular plants. *Nature*, 363: 67-69.

SMITH D.C. and DOUGLAS A.E., 1987 - The biology of symbiosis. Arnold, Londres. 302 p.

STALEY J.T., PALMER F. and ADAMS J.B., 1982 - Microcolonial fungi: common inhabitants on desert rocks ? *Science*, 215: 1093-1095.

STEBBINS G.L. and HILL G.J.C., 1980 - Did multicellular plants invade the land ? *Am. Nat.*, 115: 342-353.

STUBBLEFIELD S. and TAYLOR T.N., 1988 - Recent advances in palaeomycology. *New Phytol.*, 108: 3-25.

STUBBLEFIELD S.P., TAYLOR T.N. and MILLER C.E., 1985 - Studies of paleozoic fungi IV: wall ultrastructure of fossil endogonaceous chlamydospores. *Mycologia*, 77(1): 83-96.

STUBBLEFIELD S.P., TAYLOR T.N. and TRAPPE J.M., 1987a - Vesicular-arbuscular mycorrhizae from the triassic of Antarctica. *Am. J. Bot.*, 74: 1904-1911.

STUBBLEFIELD S.P., TAYLOR T.N. and TRAPPE J.M., 1987b - Fossil mycorrhizae: a case for symbiosis. *Science*, 237: 59-60.

STUBBLEFIELD S.P., TAYLOR T.N. and SEYMOUR R.L., 1987c - A possible endogonaceous fungus from the triassic of Antarctica. *Mycologia*, 79(6): 905-906.

ST JOHN T.V., 1980 - Root size, root hairs and mycorrhizal infection: a re-examination of Baylis's hypothesis with tropical trees. *New Phytol.*, 84: 483-487.

STRULLU D.G., GOURRET J.P. ■ GARREC J.P., 1981 - Microanalyse des granules vacuolaires des ectomycorhizes, endomycorhizes et endomycothalles. *Physiol. Vég.*, 19: 367-378.

TABER A. and TRAPPE J.M., 1982 - Vesicular-arbuscular mycorrhiza in rhizomes, scale-like leaves, roots and xylem of ginger. *Mycologia*, 74: 156-161.

TAYLOR T.N., 1988 - The origin of land plants: some answers, more questions. *Taxon*, 37(4): 805-833.

TAYLOR T.N., 1990 - Fungal associations ■ the terrestrial paleoecosystem. *Trends ■ Ecology and Evolution*, 5: 21-25.

TAYLOR T.N., 1993a - Fungi. *In* The Fossil Record 2, M.J. Benton ed., Chapman ■ Hill, Londres. Pp. 9-13.

TAYLOR T.N., 1993b - The role of late paleozoic fungi in understanding the terrestrial paleoecosysteme. *In* Comptes-rendus XII ICC-P, vol. 2. Pp. 147-154.

TAYLOR T.N and TAYLOR E.L., 1993 - The biology and evolution of fossil plants. Prentice Hall, Englewood Cliffs (New Jersey). 982 p.

TAYLOR T.N., HASS H. and REMY W., 1992 - Devonian fungi: interactions with the green alga *Paleonitella*. *Mycologia*, 84: 901-910.

TAYLOR T.N., REMY W. and HASS H., 1992 - Parasitism in a 400-million-year-old green alga. *Nature*, 357: 493-494.

TERASHITA T. and KAWAKAMI Y., 1991 - An endomycorrhizal fungus of *Burmannia liukiuensis*. *Trans. Mycol. Soc. Jap.*, 32: 207-216.

TESTER M., SMITH S.E. and SMITH F.A., 1987 - The phenomenon of "nonmycorrhizal" plants. *Can. J. Bot.*, 65: 419-431.

TIFFNEY B.H. and BARGHOORN E.S., 1974 - The fossil record of the fungi. Occasional Papers, Farlow Herbarium Cryptogamic Botany, 7. Harvard University, Cambridge, Mass. Pp. 1-42.

TOPHAM P.B., 1977 - Colonization, growth, succession and competition. *In* Lichen ecology, M.R.D. Seawards ed., Academic Press, Londres. Pp. 31-68.

TRAPPE J.M., 1982 - Synoptic keys to the genera and species of zygomycetous mycorrhizal fungi. *Phytopathol.*, 72(8): 1102-1108.

TSCHERMAK-WOESS E., 1988 - The algal partner. *In* Handbook of lichenology, M. Galun ed., CRC Press Boca Raton. Pp. 39-92.

TYLER S.A. and BARGHOORN E.S., 1954 - Occurence of the structurally preserved plants in precambrian rocks of the canadian shield. *Science*, 119: 606-608.

VOLPIN H., ELKIND Y., OKON Y. and KAPULNIK Y., 1994 - A vesicular arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus intraradix*) induces ■ defense response in alfalfa roots. *Plant Physiol.*, 104: 683-689.

WAGNER C.A. and TAYLOR T.N., 1981 - Evidence for endomycorrhizae in pennsylvanian age plant fossils. *Science*, 212: 562-563

WAGNER C.A. and TAYLOR T.N., 1982 - Fungal chlamydospores from the Pennsylvanian of North America. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 37: 317-328.

WEBBER F.C., 1967 - Observations on the structure, life history and biology of *Mycosphaerella ascophylli*. *Trans. Br. mycol. Soc.*, 50 (4): 583-601.

WEIJMAN A.C. and MEUZELAAR H.L.C., 1979 - Biochemical contributions to the taxonomic status of the *Endogonaceae*. *Can. J. Bot.*, 57: 284-291.

WHITE J.F., 1987 - The widespread distribution of endophytes in the *Poaceae*. *Pl. Dis.*, 71: 340-342

WRAINRIGHT P.O., HINKLE G., SOGIN M.L. and STICKEL S.K., 1993 - Monophyletic origins of the metazoa: an evolutionary link with fungi. *Science*, 260: 340-342.

WRIGHT V.P., 1985 - The precursor environnement for vascular plant colonization. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, ser. B, 309: 143-145.